Biol.
H.

ALLGEMEINE BIOLOGIE

EINE EINFÜHRUNG IN DIE LEHRE VOM LEBEN

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

VON

DR. MAX HARTMANN

MITGLIED DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE IN DAHLEM
HONORARPROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

ZWEITER TEIL

FORMWECHSEL UND REIZERSCHEINUNGEN

MIT 356 ABBILDUNGEN IM TEXT

222107
13. 4. 28

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1927

Alle Rechte vorbehalten

Copyright 1927 by Gustav Fischer, Publisher, Jena

Inhaltsverzeichnis.

V. Abschnitt.

Formwechsel.

Seite

A. Fortpflanzung 264
1. Kern- und Zellteilung als Grundvorgang der Fortpflanzung 265
a) Kernteilung 265
1. Mitose 267
α) Der Verlauf der Mitose 267
β) Die Chromosomen 282
γ) Die achromatischen Teilungsstrukturen 296
2. Amitose 307
3. Multiple Kernteilung. Polyenergide Kerne 309
b) Zellteilung 314
2. Erscheinungen der Fortpflanzung 316
a) Cytogonie 317
1. Agamogonie 317
α) Zweiteilung 317
β) Multiple Teilung 322
2. Gamogonie 332
3. Parthenogenese 341
b) Vegetative Vermehrung 346
c) Generationswechsel 350
1. Primärer Generationswechsel 351
α) Homologer Generationswechsel 351
β) Antithetischer Generationswechsel 354
2. Sekundärer Generationswechsel 359
α) Metagenesis 360
β) Heterogonie 360
3. Physiologie und Theorie der Fortpflanzung 362
a) Physiologie der Zweiteilung der Zelle 363
1. Kausalanalyse der Kern- und Zellteilung. Künstliche Parthenogenese 364
2. Mechanismus der Kern- und Zellteilung 382
b) Die äußeren physiologischen Bedingungen der Fortpflanzung, speziell der zyklischen Fortpflanzung 389
c) Altern, Tod und Fortpflanzung 406
B. Befruchtung und Sexualität 411
1. Erscheinungen der Befruchtung 411
a) Eibefruchtung der Metazoen 412
b) Befruchtungsvorgänge der Protisten und Pflanzen 422
1. Kopulation 422
α) Hologamie 422
β) Merogamie und Oogamie 431
γ) Oogamie der Pflanzen 437
2. Gametangienkopulation 440
3. Konjugation 444
4. Automixis 449
α) Pädogamie 451
β) Autogamie 452
γ) Parthenogamie 453
δ) Pseudogamie 454
c) Unvollständige Befruchtung (Merospermie und Merogonie) 458

Seite

2. Allgemeine Wesenszüge der Befruchtungsvorgänge 464
a) Reduktion 465
b) Geschlechtschromosomen 480
c) Gameten und Sexualität 488
3. Physiologie und Theorien der Befruchtung 493
a) Amphimixis 494
b) Verjüngungshypothese 494
c) Sexualitätshypothese 499

C. Vererbung 514
1. Variabilität (Modifikationen) 514
a) Modifikationen 514
b) Reine Linien (Klone) 519
c) Dauermodifikationen 522
2. Bastardierung 523
a) Der elementare Mendelismus 524
1. Monohybriden 524
2. Dominanz 528
3. Dihybriden 529
4. Kreuzungsneuheiten 532
5. Polymerie (multiple Faktoren) 533
6. Mendelgesetze 534
b) Chromosomentheorie des Mendelismus 535
c) Die experimentellen Beweise der Chromosomentheorie 538
1. Vererbung bei Haploiden 538
2. Geschlechtsgebundene Vererbung 542
3. Koppelung 545
α) Absolute Koppelung 546
β) Faktorenaustausch (Crossing-over) 548
d) Vererbung des Geschlechts 554
1. Geschlechtsbestimmung als mendelnde Eigenschaft 554
2. Intersexualität 556
3. Mutationen 563
a) Faktoren- oder Genmutationen 563
b) Chromosomenmutationen 565
4. Nichtmendelnde Vererbung 567

D. Entwicklungsphysiologie 569
1. Determinationsproblem 572
a) Grundvorgänge der Embryonalentwicklung der Metazoen 572
b) Fragestellung und Begriffe 576
c) Kausalanalyse des Determinationsproblems 579
1. Regulationseier 579
2. Mosaikeier 591
3. Erbungleiche Kernteilung oder Plasmadifferenzierung als Ursache der Determinierung 600
4. Folgerungen 603
2. Äußere Faktoren der Entwicklung 604
3. Innere Faktoren der Entwicklung 608
a) Formative „Reize“ als Entwicklungsfaktoren 609
b) Hormone als Entwicklungsfaktoren 610
1. Harmozone (Thyreoidea) 611
2. Geschlechtshormone 613

E. Artbildung und Evolution 618
1. Deszendenztheorie 621
2. Physiologie der Artbildung und Evolution 623
a) Lamarckismus 624
b) Darwinismus (Selektionstheorie) 625

VI. Abschnitt.

Reizerscheinungen.

A. Reizerscheinungen der Pflanzen und Protisten 630
1. Tropismen 630
a) Phänomenologie des Photo- und Geotropismus 630
b) Reizmengengesetz 634

Seite
c) Reizanlaß und Rezeption der Reize 635
d) Reizleitung 638
e) Theorie der Tropismen. Blaauwsche Theorie 641
2. Nastien 645
3. Taxien 647
a) Phänomenologie der taktischen Reaktionen 648
α) Phobotaxis 648
β) Topotaxis 651
b) Physiologie und Theorie der Taxien 653
α) Webersches Gesetz 653
β) Reizanlaß, Reizaufnahme und Reizleitung 654
γ) Theorie der Taxien 655
B. Reizerscheinungen der Tiere 656
1. Rezeptoren 657
a) Bau der Rezeptoren 657
b) Physiologie der Rezeptoren 664
α) Bemerkungen über Empfindungen und Reize 664
β) Analyse der Photorezeption 667
2. Nervensystem 673
a) Bau des Nervensystems 674
α) Elemente des Nervensystems (Neurone) 674
β) Typen der Nervensysteme 680
b) Physiologie des Nervensystems 685
α) Erregung und Erregungsleitung in den Nervenfasern 685
β) Erregung und Erregungsleitung in den Centralorganen (Reflexbögen) 690
3. Reflexe 694
a) Unbedingte Reflexe 694
b) Bedingte Reflexe 696

Schlußbetrachtungen.

A. Leib—Seele-Frage 699
B. Erkenntnistheoretische Grundlagen der Biologie 701
C. Zweckmäßigkeit 707
D. Mechanismus — Vitalismus 713
Literaturverzeichnis 718
Register 739

Germany

V. Abschnitt.

Formwechsel.

A. Fortpflanzung.
B. Befruchtung und Sexualität.
C. Vererbung.
D. Entwicklungsphysiologie.
E. Evolution.

Die Stoffwechselvorgänge erhalten trotz des regulierenden Eingreifens der Reizerscheinungen die lebenden Systeme nicht dauernd in einem stationären Zustand. Vielmehr sehen wir, daß mit den Vorgängen des Stoff- und Energiewechsels unaufhaltsam fortschreitende Prozesse, irreversibele Änderungen des ganzen Systems verbunden sind. Im einfachsten Fall, wie bei Amöben und Bakterien, geben sie sich nur als Wachstum zu erkennen, meist sind aber die Wachstumsvorgänge, sei es die einzellebender Zellen, sei es die vielzelliger Organismen, mit für die einzelnen Arten charakteristischen Formbildungs- und Entwicklungsprozessen verknüpft. Das Leben ist nicht nur Stoff- und Energiewechsel, es ist zugleich Formwechsel. Die Form und der Formwechsel treten uns ja gerade im Reiche des Lebendigen in solch überwältigendem Maße entgegen, daß diese Seite der Lebenserscheinungen vielfach nicht nur als die charakteristischste, sondern geradezu als ihr Wesen betrachtet wird. Mit der Herausbildung und Entwicklung der endgültigen typischen Form eines Organismus sind aber die fortschreitenden Prozesse des Formwechsels, der Entwicklung nicht erschöpft. Wie die Formbildung eines jeden, auch des einfachsten Organismus einen Anfang hat, so kommt sie auch zu einem Ende. Da aber Leben nur aus Leben gleicher oder ähnlicher Art entsteht, so muß, soll es weiter bestehen, vor oder mit dem Ende jedes Lebewesens wieder der Grund gelegt werden zu einem neuen Anfang, es muß sich fortpflanzen. Auf diese Weise erhalten die Lebensprozesse einen rhythmischen Charakter, wie schon Johannes Müller betont hat. Entwicklung der Form, Altern und fortwährende Wiedererzeugung von jungem entwicklungsfähigem Leben sind mit Notwendigkeit miteinander verknüpft und wiederholen sich in mehr oder minder gleichmäßigem Rhythmus.

Bei einem großen Teil der Organismen finden sich nun die Fortpflanzungsvorgänge mit Befruchtungsprozessen und sexuellen Erscheinungen verknüpft, und die landläufige Auffassung geht dahin, daß hier nur eine spezielle Art der Fortpflanzung vorliege, Befruchtung mit Fortpflanzung identisch sei. Wie wir jedoch später sehen werden, handelt es sich hierbei um eine teilweise Verknüpfung zweier an sich voneinander unabhängiger selbständiger Erscheinungen. Während Sexualität und Befruchtung früher nur von den höheren Organismen bekannt waren, hat die Forschung der letzten Jahrzehnte gezeigt, daß Befruchtungs- und Sexualitätserscheinungen auch in fast allen

Gruppen niederer Organismen angetroffen werden, so daß man heute geneigt ist, auch in jenen eine allgemeine Lebenserscheinung zu erblicken. Der Darstellung der Befruchtungs- und Sexualitätserscheinungen gehört daher ein weiteres Kapitel des Formwechsels.

Durch Fortpflanzung und Befruchtung sind die Individuen einer Art zeitlich miteinander verbunden und es zeigt sich, daß die morphologischen und physiologischen Eigenschaften, sowie die Fähigkeit zu ihrer Ausbildung der zeitlich vorangehenden Individuen, der Eltern, mit denjenigen der aus ihnen hervorgehenden, zeitlich folgenden, der Kinder, zum großen Teil oder ganz übereinstimmen. Diesen Vorgang nennt man Vererbung. Das Studium dieser Vererbungserscheinungen hat in neuerer Zeit die ihnen zugrundeliegenden Gesetzmäßigkeiten in weitem Maße aufklären können, wodurch die Vererbungslehre zu einem der interessantesten und erfolgreichsten Gebiete der neueren Biologie geworden ist. Daß dieses Teilgebiet des Formwechsels zugleich die innigsten Zusammenhänge mit der Physiologie der Entwicklung, der Ausbildung der spezifischen Form der Organismen aufweist, liegt auf der Hand, da durch den Vererbungsvorgang die inneren Ursachen, die Anlagen der ganzen Entwicklungsvorgänge den Keimen des sich entwickelnden Organismus übermittelt werden.

In dem Rhythmus, der uns in der ständigen Neubildung von Keimen, in dem ständigen Wiederschaffen der Formen in den aufeinander folgenden, auseinander entstehenden Individuen entgegentritt, ist aber der Rhythmus des Lebens noch nicht erschöpft. Wir sehen zwar, daß sich die Individualzyklen hunderte, ja tausende Male in derselben Weise wiederholen können, wir haben aber auch gewichtige Gründe zur Annahme, daß in ihnen Änderungen auftreten können, wodurch ganz neue Formen entstehen, und so dokumentiert sich auch in der Folge der einzelnen Arten, die aus einander entstehen, eine fortschreitende Entwicklung in noch größerem Stile, die die ganze Lebewelt durchzieht. Es ist die Evolution, die Deszendenz, die Darwin unserem Verständnis näher gebracht hat. Und somit hat die Schilderung der Erscheinungen des Formwechsels zu schließen mit einer Darstellung der Evolution der organischen Welt und mit den bisherigen Versuchen ihrer gesetzmäßigen Erfassung.

Da wir die Schilderung der individuellen Entwicklung aus didaktischen Gründen erst im Anschluß an die Vererbungserscheinungen behandeln wollen, so ergibt sich folgende Einteilung des Formwechsels:

A. Fortpflanzung.
B. Befruchtung und Sexualität.
C. Vererbung.
D. Entwicklungsphysiologie.
E. Evolution.

A. Fortpflanzung.

1. Kern- und Zellteilung als Grundvorgang der Fortpflanzung.
   a) Kernteilung.
      1. Mitose.
         α) Der Verlauf der Mitose.
         β) Die Chromosomen.
         γ) Die achromatischen Teilungsstrukturen.
      2. Amitose.
      3. Multiple Kernteilung. Polyenergide Kerne.
   b) Zellteilung.

2. Erscheinungen der Fortpfanzung.
   a) Cytogonie.
      1. Agamogonie.
      2. Gamogonie.
      3. Parthenogenese.
   b) Vegetative Vermehrung.
   c) Generationswechsel.
      1. Primärer Generationswechsel.
         α) Homologer Generationswechsel.
         β) Antithetischer Generationswechsel.
      2. Sekundärer Generationswechsel.
         α) Metagenesis.
         β) Heterogonie.
3. Physiologie und Theorie der Fortpflanzung.
   a) Physiologie der Zweiteilung der Zelle.
      1. Kausalanalyse der Kern- und Zellteilung.
         Künstliche Parthenogenese.
      2. Mechanismus der Kern- und Zellteilung.
   b) Die äußeren physiologischen Bedingungen der Fortpflanzung, speziell der zyklischen Fortpflanzung.
   c) Altern, Tod und Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung ist eine Erscheinung, die allen Lebewesen zukommt. Wir kennen kein Leben ohne Fortpflanzung. Mit dem aus der Fortpflanzung hervorgegangenen Keim beginnt jegliche Entwicklung und jeglicher Formwechsel. Mit der Schilderung der Fortpflanzungserscheinungen und der Versuche, ihre Ursachen und ihre Folgen zu ermitteln, wollen wir auch die Schilderung des Formwechsels beginnen. Man hat vielfach die Fortpflanzung mit der Phrase umschrieben, sie sei ein Wachstum über das Individuum hinaus. Diese Phrase enthält zwar einen richtigen Kern, indem sie andeutet, daß jeder Organismus erst bis zu einer mehr oder minder festgelegten Größe heranwächst, ehe er sich fortpflanzt; aber sie wird weder physiologisch noch morphologisch den Erscheinungen gerecht. Fortpflanzung ist, das zeigt jede schlichte Betrachtung des Vorgangs, stets das Gegenteil von Wachstum, indem entweder (bei den niedersten Organismen, z. B. Amoeben), zugleich mit der Fortpflanzung, die hier identisch mit Zellteilung ist, dem Wachstum des Individuums ein Ende gesetzt wird, oder aber indem (bei höheren Tieren und Pflanzen) in oft ungeheurer Menge Einzelzellen (oder ganze Zellkomplexe) dem Wachstum des betreffenden Individuums entzogen und von dem Individuum abgetrennt werden. Erst in neuerer Zeit sind Versuche unternommen worden, sowohl morphologisch-entwicklungsgeschichtlich wie physiologisch das Problem oder den Problemkomplex der Fortpflanzung schärfer zu erfassen. Eine vertiefte Betrachtung lehrt, daß die einfache Kern- und Zellteilung das eigentliche Grundphänomen jeder Fortpflanzung ist und dementsprechend ist das grundsätzliche physiologische Problem die Frage nach dem Verhältnis von Zellwachstum zu Zellteilung. An die Spitze unserer Darstellung stellen wir daher zunächst eine Schilderung des Vorganges der Kern- und Zellteilung. Daran anschließen soll sich eine Beschreibung der Fortpflanzungserscheinungen im ganzen Organismenreich und zum Schluß wollen wir die Physiologie und die Theorie der Fortpflanzung behandeln.

1. Kern- und Zellteilung.

a) Kernteilung.

Alle Zellteilungen werden durch Teilungen der Kerne eingeleitet, ja vielfach vollzieht sich Kern- und Zellteilung Hand in Hand, mehr

oder minder gleichzeitig. Doch ist der Zusammenhang in vielen Fällen ein lockerer, ja die Zellteilung wird oft viel später nach mehrfachen Kernteilungen durchgeführt. Im ganzen Organismenreich finden wir streng genommen nur zwei Arten von Kernteilung: die Mitose oder Karyokinese und die Amitose. Die erste ist dadurch charakterisiert, daß bestimmte Strukturen von zweierlei Art auftreten: einmal meist stark färbbare Körner oder Fäden, die sog. Chromosomen, die in gesetzmäßiger Weise gleichmäßig auf die beiden Tochterkerne verteilt werden und dann sog. achromatische Teilungsstrukturen. Man kann die Chromosomen auch als generative, die Teilungsstrukturen als lokomotorische oder Teilungskomponente bezeichnen. Bei der Amitose dagegen fehlen derartige Strukturen; der ganze Kern schnürt sich in einem der Ruhe ähnlichen Zustand einfach gleichmäßig oder unregelmäßig durch. Außer diesen beiden Kernteilungen gibt es bei Protozoen noch eine sogenannte multiple Kernteilung, bei der der ganze Kern entweder mit einem Schlage in eine große Anzahl Tochterkerne sich aufteilt oder mehrmals durch knospenartige Vorgänge kleinere Kernelemente heraustreten läßt. Wir werden später zeigen, daß es sich in diesem Falle nur um eine Modifikation von echten, gehäuften Mitosen handelt.

Bei Protozoen sind außer echten Mitosen und Amitosen noch verschiedenartige Typen von Kernteilungen beschrieben, die teils mehr an Mitosen, teils mehr an Amitosen erinnern. Man hat sie vielfach als Promitosen bezeichnet, doch es hat sich allmählich immer deutlicher herausgestellt, daß sie prinzipiell nicht von echten Mitosen unterschieden werden können, da überall die zwei Komponenten jeder Mitosefigur, die Chromosomen oder die generative Komponente und die achromatischen Teilungsstrukturen auch in ihnen in irgendeiner Form zutage treten. So sind heute gerade die erfahrensten Forscher auf diesem Gebiete zu der Überzeugung gekommen, daß es bei den dauernd fortpflanzungsfähigen generativen Zellen überhaupt keine Amitosen gibt. Dort, wo Amitosen unbestreitbar vorkommen, bei manchen Geweben vielzelliger Organismen und den Makronukleis oder Somakernen der Infusorien, handelt es sich um somatische Zellen resp. Kerne, die nicht mehr alle Fähigkeiten (Potenzen) besitzen und in der Regel nicht dauernd lebens- oder fortpflanzungsfähig sind.

Während somit der Amitose keine größere Bedeutung zukommt, hat sich andererseits gezeigt, daß die Mitose mit den in ihr zutage tretenden Gesetzmäßigkeiten den Mechanismus darstellt, durch den die gleichmäßige Verteilung der Erbanlagen von Zelle zu Zelle und von Individuum zu Individuum bewerkstelligt wird. Die Erscheinungen der Mitose, speziell das Verhalten und die Konstitution der generativen Teile, der Chromosomen, sind daher von höchster Wichtigkeit für alle Fragen der Fortpflanzung und Vererbung. Diesen bedeutungsvollen Vorgang hat A. Schneider zuerst gesehen, doch kann Bütschli als der eigentliche Entdecker der Mitose bei Meta- und Protozoen gelten, während der erste Nachweis an der Pflanzenzelle Straßburger zu verdanken ist. Um die weitere Aufklärung des Verhaltens der Chromomen haben sich weiterhin Flemming und van Beneden und nicht zuletzt Boveri die größten Verdienste erworben, auf dessen hervorragenden Untersuchungen und Experimenten die heutige Chromosomenlehre im wesentlichen beruht. Auch die Kenntnis der Teilungskomponente, speziell der Centren, ist durch ihn und van Beneden angebahnt worden.

1. Mitose.

α) Der Verlauf der Mitose.

Die Mitose ist, wie schon erwähnt, dadurch charakterisiert, daß aus dem ruhenden Kern, mag er noch so verschieden strukturiert sein, zweierlei Komponenten hervortreten, die generative Komponente, die die Chromosomen bildet, und die „achromatischen" Teilungsstrukturen. Die Chromosomen bilden sich in der Regel aus der chromatisch stark färbbaren Substanz der Ruhekerne, dem sog. Chromatin. Doch haben wir schon bei der Besprechung des Baues der ruhenden Kerne darauf hingewiesen (s. S. 72 u. 73), daß die starke Färbbarkeit der Ruhestrukturen mit basischen Farbstoffen nicht genügt, um den Charakter dieser Körnchen als Chromatin in unserem Sinne, d. h. als Chromosomensubstanz, darzutun. Wir werden sehen, daß die Chromosomensubstanz ebenso gut aus achromatischen Elementen des Ruhekerns sich herausbilden kann. Die Mitose verläuft ganz einheitlich bei allen Zellen, den der höheren Tiere und Pflanzen wie der Protisten, in vier Phasen. Wir wollen dieselben gleich an der Hand eines Beispiels näher kennen lernen, wozu wir zunächst die Mitose eines vielzelligen Tieres, die Leukozytenteilung des Salamanders wählen.

Diese Zellen haben einen unregelmäßig gelappten Ruhekern mit chromatisch sich färbbaren gröberen Körnern (Netzknoten) und einem fast achromatischen Kerngerüst. Neben dem Kern, in der Mitte der Zelle, findet sich eine etwas unregelmäßig begrenzte Centrosphaere, in der zwei Centren zu beobachten sind (Abb. 209). In der Prophase, der ersten Etappe der Mitose, bläht sich der Kern auf, die Außenkonturen werden glatter und es treten, durch den ganzen Kernraum gleichmäßig verstreut, stark gewundene, lange Fäden auf. Dieselben gehen aus den Netzknoten und ihrer Unterlage hervor, indem sich dieselben gleichmäßig auf die Spiralfäden verteilen und zugleich die Querverbindungen zwischen den einzelnen zunächst noch undeutlichen und durch Gerüstfäden miteinander verbundenen Fäden eingezogen werden (Abb. 209 b u. c). Mit Weiterfortschreiten der Prophase werden die unregelmäßig verlaufenden langen Fäden, die scheinbar wirr durcheinander ziehen, immer deutlicher und man kann schon sehr frühzeitig erkennen, daß sie alle in der Mitte einen feinen Längsspalt aufweisen. Man hat ursprünglich angenommen, diese für jeden Organismus in ganz bestimmter Zahl auftretenden Fäden, eben die Chromosomen, würden zunächst nur einen einheitlichen aufgeknäuelten Faden bilden, den sogenannten Mutterknäuel oder das Spirem. Doch scheint es nach den neueren Untersuchungen, daß sie von Anfang an getrennt auftreten. Gegen Ende der Prophase werden die Chromosomen kürzer, verlieren ihr zackiges Aussehen und erscheinen als lange, in der Mitte hufeisenförmig umgebogene, glatte Doppelfäden. Die Umbiegestellen der Schleifen sind von ihrem ersten Auftreten an gegen das Centrosom orientiert.

Inzwischen sind die geteilten Centren auseinander gerückt und haben zwischen sich eine verhältnismäßig feinfaserige sogenannte Centralspindel gebildet (Abb. 209 d—h). Ringsum die Pole, die von den Centren eingenommen werden, finden sich feine sogenannte Polstrahlen, das ist eine strahlenförmige Anordnung der Struktur des Protoplasmas. Ist diese Spindel zur Ausbildung gelangt, dann ordnen sich die Chromosomen im Äquator der Spindel zu einem Kranze an, indem sie sich mit ihrem Mittelstück, an dem sie umgeklappt sind, an

Abb. 209. *Salamanda maculosa*. Kern- und Zellteilungsstadien von Leukocyten aus der Randschicht der Leber. a—c, e, i, l und p Pol-, alles andere Seitenansichten. a Ruhekern, b—c frühe Prophase, d Anlage der Centralspindel, e, f, g Übergang zur Metaphase, h, i Metaphase, j frühe, k und l späte Anaphase, m—p Telophase. Flemming, 5 μ Paraffinschnitt, Eisenhämatoxylin. Orignal von Dr. Bělař.

die Spindel anlehnen (Abb. 209 h—j). Damit ist das Stadium der Metaphase erreicht.

Nun rücken die Chromosomenhälften der Äquatorialplatte oder des Asters, die mit den Polen durch feine Fasern, sog. Mantelfasern in Verbindung stehen, auseinander und gelangen dann unter Streckung der Centralspindel an die Pole, so daß um die Pole herum zwei Diaster oder sog. Tochtersterne zu beobachten sind, das 3. Stadium, die Anaphase (Abb. 209 j—l).

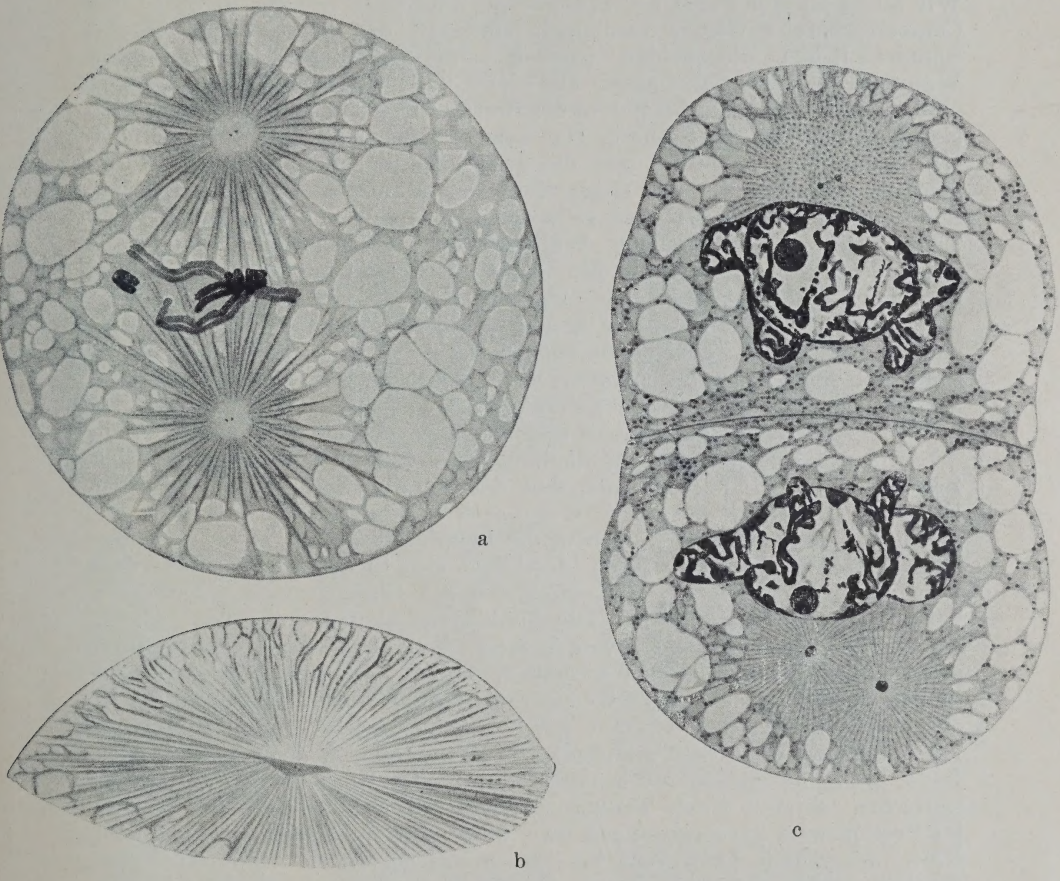


Abb. 210. *Ascaris megalocephala*. Kernteilungsstadien der Furchung. a Metaphase, kugelige Centrosomen mit verdoppelten Centriolen; um das Centrosom eine Aufhellung (sog. „Zone medullaire" van Benedens). b Centrosoma eines Eies in Anaphase (Abflachung des Centrosoms). c frühe Prophase der nächsten Teilung. (Nach Boveri aus Gurwitsch.)

In ähnlicher Weise wie bei der Prophase, nur in umgekehrter Richtung, beginnt nun die Umwandlung der Chromosomen in die Tochterkerne. Sie bilden Fortsätze untereinander und lösen sich wieder in ein Kerngerüst auf. Auch hier können ähnliche knäuelförmige Stadien wie bei der Prophase zur Beobachtung gelangen, man spricht dann von Dispirem oder Tochterknäueln. Gleichzeitig mit diesen Stadien

der Telophase schnürt sich in der Regel auch die Zelle in der Mitte der Kernspindel durch. Während der Telophase teilt sich das Centriol (n), um welches sich wieder durch Substanzverdichtung ein Centrosom ausbildet und die neuen Tochtercentrosomen nehmen dann wieder die Mitte der Zelle ein.

Die Kernteilung der Eier des Spulwurms *Ascaris megalocephala* zeigt uns einige interessante Besonderheiten gegenüber unserm ersten Beispiel. Wir beginnen gleich mit dem Metaphasestadium (Abb. 210 a). Wir sehen an den Polen der Spindel kugelige Centrosomen, in denen die Centriole bereits wieder verdoppelt sind. In der Äquatorialplatte der Spindel liegen die beiden großen schleifenförmigen Chromosomen. Während sie beim Salamander außerhalb der Centralspindel angeordnet sind und vom Pol her besondere Mantelfasern an sie herantreten, liegen sie hier innerhalb der Spindel. Das kommt daher, daß die Centralspindel sich frühzeitig rückbildet und die ganze Spindel sich aus zwei Halbspindeln aufbaut, die der Gesamtheit der Mantelfasern homolog sind. Die Spindelfasern erstrecken sich daher hier nur vom Pol bis zu den Teilhälften der Chromosomen. Während der Telophase der Teilung verschwindet die Strahlung und die Centrosomen sind nur von einem feinkörnigen dichteren Protoplasma umgeben. Es setzt nun sofort die Teilung des Centrosoms ein, indem es hantelförmig durchschnürt wird und die beiden Teilhälften auseinanderrücken (Abb. 210 c). Da die Kernteilungen sehr rasch aufeinanderfolgen, so machen sich auch bald die Vorbereitungen zur nächsten Teilung bemerkbar. Es treten Strahlungen an den Centrosomen auf und es bildet sich wieder eine Spindelfigur.

Ein weiteres Beispiel, die Teilung einer Zelle der Wurzelspitze der Zwiebel (Abb. 211), zeigt uns, daß der Vorgang bei den pflanzlichen Zellen in prinzipiell derselben Weise sich abspielt, macht uns aber zugleich mit einigen Modifikationen, die hauptsächlich die Teilungskomponente betreffen, bekannt. Auch hier bildet sich in der Prophase aus dem ruhenden Kerngerüst ein Spirem, wobei die Chromosomen einen deutlichen Längsspalt aufweisen. Die Umbiegungsstellen der u-bogenförmigen Chromosomen sind dabei von Anfang an alle nach demselben Kernpol orientiert. Daraus läßt sich schließen, daß die einzelnen Chromosomen in derselben Lage aus dem Kerngerüststadium wieder heraustreten, in der sie in der vorausgehenden Telophase in dasselbe eingetreten sind. Die Nukleolen lösen sich während der Prophase auf, doch können noch Reste bis in die Metaphase beobachtet werden. Die Spindel, die bei dem tierischen Objekte durch Teilung des Centrosoms außerhalb des Kernes im Protoplasma hervorgegangen war, bildet sich hier fast ganz aus dem Kern, denn man kann fast bis zur Metaphase noch die Kerngrenze deutlich beobachten. Als erstes Anzeichen findet sich an zwei gegenüberliegenden Polen der Kernmembran im Protoplasma eine helle kalottenartige Partie (Abb. 211 c). Zwischen diesen beiden Kalotten bildet sich im Kern selbst die Spindel aus, und auf der Höhe der Metaphase (die Kernmembran ist inzwischen völlig zur Auflösung gelangt) findet man an den abgestutzten Polen breite, etwas dunkler gefärbte Platten, die sogenannten Polkappen (Abb. 211 e—h). Die Polkappen sind wahrscheinlich als Homologa der Centren zu betrachten, wie später noch eingehender ausgeführt wird. Die Teilung der Chromosomen in der Anaphase und ihre Umwandlung in die Ruhekerne während der Telophase vollzieht sich in derselben Weise wie bei den tierischen Objekten; doch kann man hier schon in den späten Anaphasen beobachten, daß die

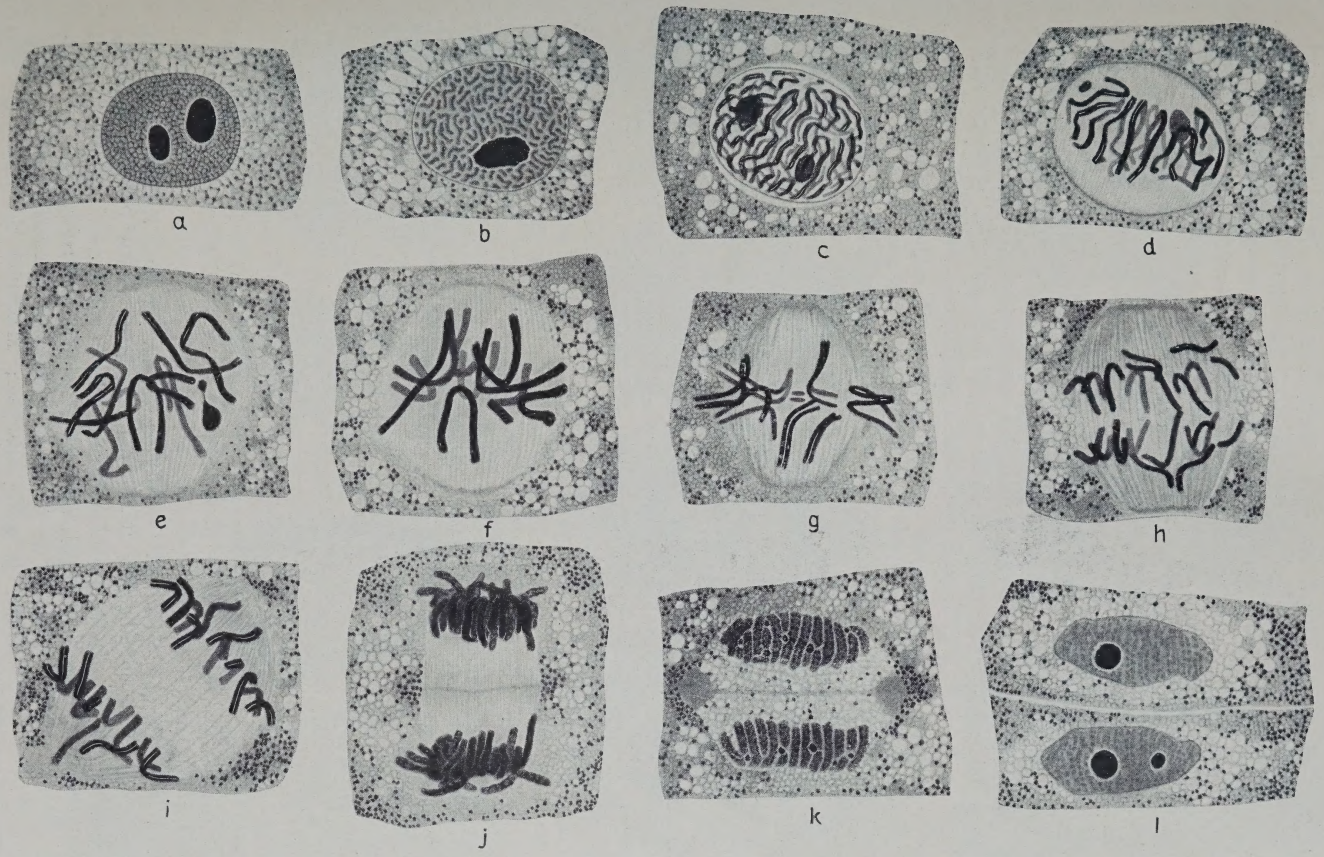


Abb. 211. *Allium cepa*. Kernteilungsstadien aus den peripheren Partien der Wurzelspitze. a Ruhekern, b, c Prophase; d Übergang zur Metaphase, e frühe, f fertige Metaphase, g, h, i Anaphase (in i neuerliche Längsspaltung der Chromosomen!), j—l Telophase. Flemming, 6 μ Paraffinschnitt, Eisenhämatoxylin. Original von Dr. Bělař.

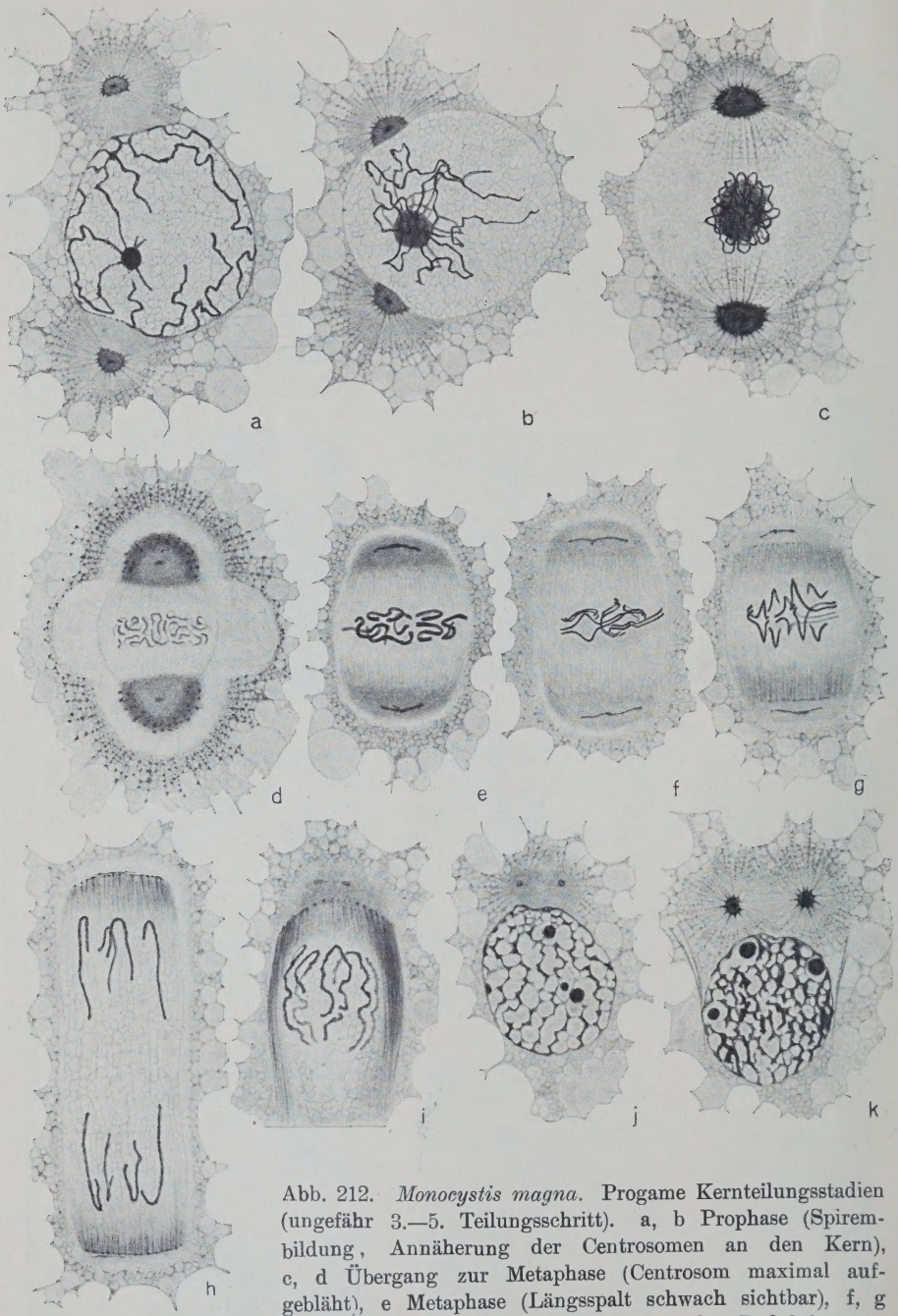


Abb. 212. *Monocystis magna.* Progame Kernteilungsstadien (ungefähr 3.—5. Teilungsschritt). a, b Prophase (Spirembildung, Annäherung der Centrosomen an den Kern), c, d Übergang zur Metaphase (Centrosom maximal aufgebläht), e Metaphase (Längsspalt schwach sichtbar), f, g frühe, h späte Anaphase; Maximum der Reduktion des Centrosoms, i—k Telophase, Auftreten der Tochtercentrosomen und Beginn ihrer Aufblähung. Vergr. 1850fach. Original von Dr. Bělař nach Präparaten von K. Mulsow.

Tochterchromosomen bereits wieder einen deutlichen Längsspalt aufweisen. Beim Übergang in den Ruhekern und im Ruhekern läßt sich die Lage der Chromosomen noch deutlich durch die reihenartige Anordnung der Chromatinkörnchen erkennen (i).

Während bei den tierischen Zellen die Teilung meist in der Weise sich abpielt, daß während der Telophase in der Äquatorialgegend die Zelle sich zunächst ringartig einschnürt, dann diese Einschnürung weiter fortschreitet und die ganze Zelle sich durchteilt, tritt hier, und das ist bezeichnend für die meisten Pflanzenzellen, das erste Zeichen der Zellteilung an der Kernspindel auf, indem im Äquator eine feine Verdichtung, eine sogenannte Zellplatte zu beobachten ist (j). Bei weiterem Fortschreiten der Telophase wächst die Zellplatte stark in die Breite und durchzieht schließlich der Quere nach die ganze Zelle. Indem sich in ihr eine feine Lücke ausbildet und auf den den beiden Tochterzellen zugewandten Seiten neue Zellmembranen zur Ausscheidung kommen, wird die Zellteilung vollendet (Abb. 211 k, l).

Die mitotischen Kernteilungen der Protisten und Thallophyten verlaufen in sehr verschiedener Weise und weichen oft in scheinbar starkem Grade von den bisher geschilderten Mitosetypen der höheren Tiere und Pflanzen ab. Ja manche erscheinen mehr oder minder amitoseähnlich und wurden dementsprechend lange Zeit, manchmal bis heute, als Amitosen angesprochen. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch auch hier das Vorhandensein der beiden Kernkomponenten und es lassen sich vielfache Übergänge finden von Typen, die ganz mit dem der Metazoenmitose übereinstimmen bis zu diesen scheinbaren Amitosen, die sich völlig innerhalb der Kernmembran abspielen. Obwohl letztere fraglos die einfacheren und phylogenetisch älteren Mitosetypen sind, wollen wir doch mit der Schilderung der typischen (Metazoen) Mitose beginnen.

Die Kernteilung der Gregarinen stimmt völlig mit der der Metazoen, spez. den Furchungsmitosen, überein (Abb. 212). Auch hier finden sich im Protoplasma außerhalb des Kerns Centrosomen mit Centriolen und deutlicher Strahlung. Nach der Teilung rücken sie an gegenüberliegende Pole des Kernes, dann bildet sich aus dem Kern eine Centralspindel, in deren Äquator die fadenförmigen Chromosomen treten, die sich auch weiter in typischer Weise verhalten. Schon während der Metaphase beginnt die Teilung des Centriols, das zu einer Platte wird, während die Centrosomen unter Rückbildung der Strahlung zu polkappenartigen Bildungen sich umwandeln. In den Telophasestadien entwickeln sich aus den gestreckten Stäbchen wieder zwei deutliche Centren mit Strahlungen. Die Persistenz der Centren ist also auch an diesem Beispiel mit aller Deutlichkeit zu verfolgen (Bělař).

Bei vielen Protozoen fehlen dagegen Strahlungserscheinungen im Protoplasma, selbst dann, wenn deutliche Centren im Protoplasma vorhanden sind. Ein Beispiel zeigt die Kernteilung von *Hartmannella Klitzkëi* (Abb. 213). Bis vor kurzem nahm man an, daß die tonnenförmige Spindelfigur, die wie bei den meisten Amöben intranukleär gebildet wird, ohne Centren zur Ausbildung gelange. Doch hat Arndt durch besondere Färbung die Anwesenheit von Centrosomen, die nur in manchen Stadien geringe Spuren von Strahlungen erkennen lassen, nachgewiesen. Die Chronosomen treten hier als kugelige Körner auf.

Bei Protisten stehen häufig die Centren mit Geißelstrukturen in Zusammenhang, die von ihnen aus gebildet werden (s. hierzu S. 143 ff).

Daß es sich hier wirklich um Centren handelt, geht aus ihrem Verhalten während der Mitose hervor. So findet sich unter den Basalkörperchen des Geißelkranzes, den das Flagellat *Lophomonas blattarum* (Abb. 214) am Vorderende besitzt, ein schon in Teilung begriffenes Körperchen, ein Diplosom oder Doppelcentrum. Bei Beginn der Mitose rückt das-

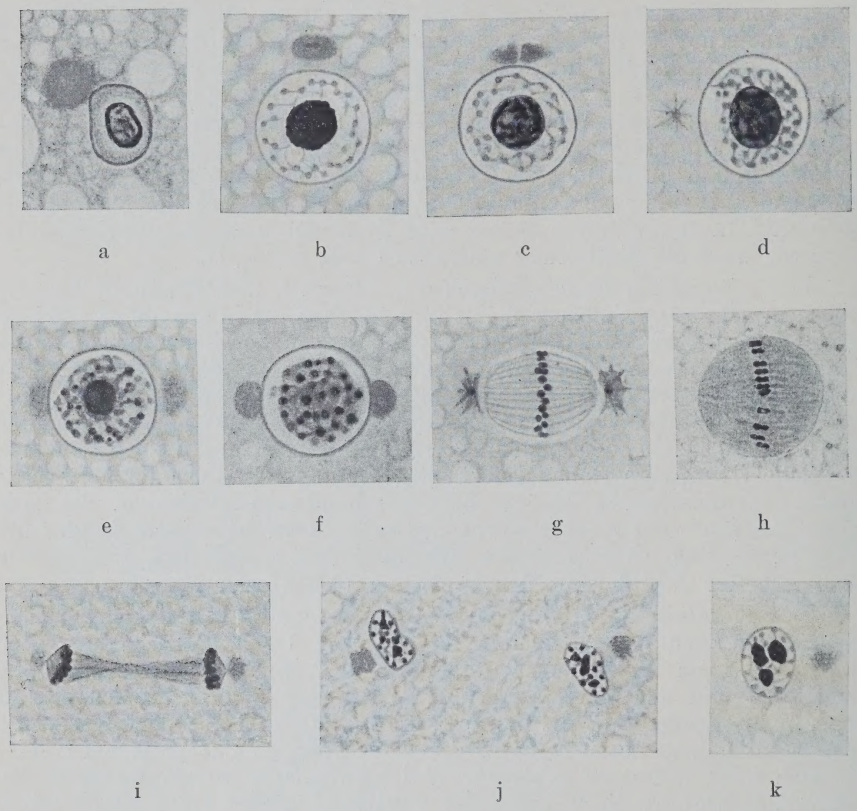


Abb. 213. *Hartmanella Klitzkei.* Kernteilung. a Ruhekern mit ungeteilter Centrosphäre (links oben) (Flemming, Safranin Lichtgrün), b frühe Prophase; Teilung der Centrosphäre (Centrosomen?), c desgleichen, etwas späteres Stadium, d die Centrosphären (mit sichtbaren Centrosomen [?] und Strahlung) haben sich an zwei gegenüberliegende Punkte der Kernperipherie begeben. e und f Auflösung des Karyosoms, g Metaphase mit Centrosomen (?) und Polstrahlung, h Beginn der Anaphase, Centrosphären unsichtbar, Eisenhämatoxylinfärbung! i Beginn der Telophase, j mittlere Telophase, k nahezu rekonstruierter Tochterkern. Totalpräparate. Sublimatalkohol, gefärbt (mit Ausnahme der auf a und h dargestellten Stadien) mit Methylblau-Eosin (Mann). Vergr. 2500fach. Nach Arndt 1924 aus Bělař.

selbe herunter an die Kernmembran (b), teilt sich hier hantelförmig und bildet eine stabförmige, außerhalb des Kernes verlaufende Centralspindel (c—e). Erst wenn die Centren am gegenüberliegenden Pole der Kernmembran angelangt sind (g), kommt noch eine intranukleäre Spindel zur Ausbildung. Schon in der Meta- und Anaphase wird von den Centren der Kranz von Basalkörpern mit den Geißelanlagen gebildet (e—h).

Schließlich sei noch ein merkwürdiger Kernteilungsvorgang mit extranukleären Centren geschildert, nämlich die Kernteilung gewisser

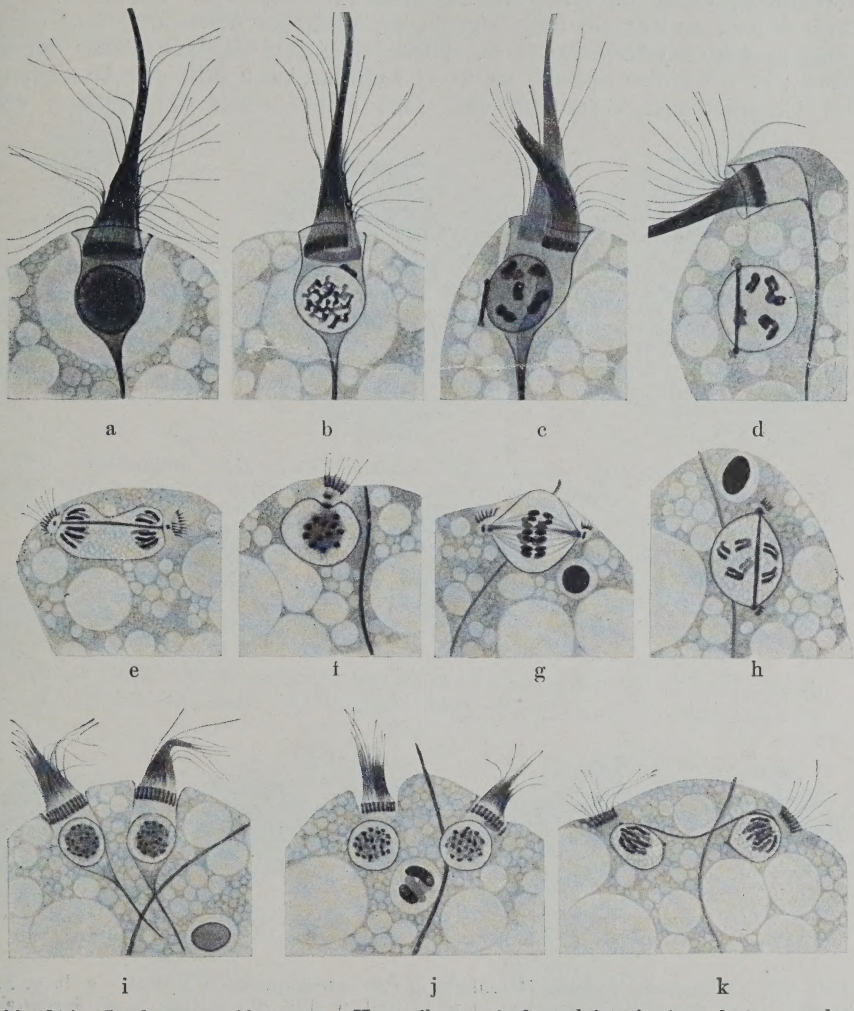


Abb. 214. *Lophomonas blattarum.* Kernteilung. Auf a—d ist ein Ausschnitt aus dem Vorderende, auf e—k einer aus dem Hinterende des Tieres dargestellt. a Ruhekern im Fibrillenkelch, der sich nach unten in den Axenstab fortsetzt; über dem Kern der Basalkornkranz; der Kelch ist vom sog. Collare umgeben. b—d Prophase, e späte Anaphase, f und g Anaphase, f in Polansicht (in der Einbuchtung des Kerns der Querschnitt der Zentralspindel; das darunter dargestellte Centrosom und der Geißelkranz liegen in einer anderen optischen Ebene! Vgl. die Chromosomenzahl mit c—d und h!), h Metaphase, i—k Telophase und Anlage der Hüllkelche (als zentripetal vordringende Pelliculardifferenzierung?). Der helle Raum zwischen Chromosomen und Kernmembran auf den Stadien b, f, i, j, k ist wahrscheinlich durch Schrumpfung entstanden. Ausstrich, Sublimatalkohol, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1850fach. Nach Bělař 1926.

Entwicklungsstadien der koloniebildenden Radiolarien (Abb. 215). In den Prophasen treten hier stark gewundene lange Chromosomen auf, die deutlich längsgeteilt sind. An dem einen Kernpol finden sich zwei

durch eine starke Centrodesmose (so bezeichnet man die stab- oder fadenförmige Verbindung zwischen zwei Centren bei ihrer Teilung) verbundene Centren. Die Chromosomen sind alle von Anfang an mit ihrer Mitte, an der sie umgebogen sind, nach der Mitte der Centrodesmose gerichtet (Abb. 215 b. c). Dieses Stadium entspricht der Metaphase; eine weitere Spindel ist nicht sichtbar, doch läßt die Anordnung der Chromosomen vermuten, daß doch bisher nicht darstellbare, den

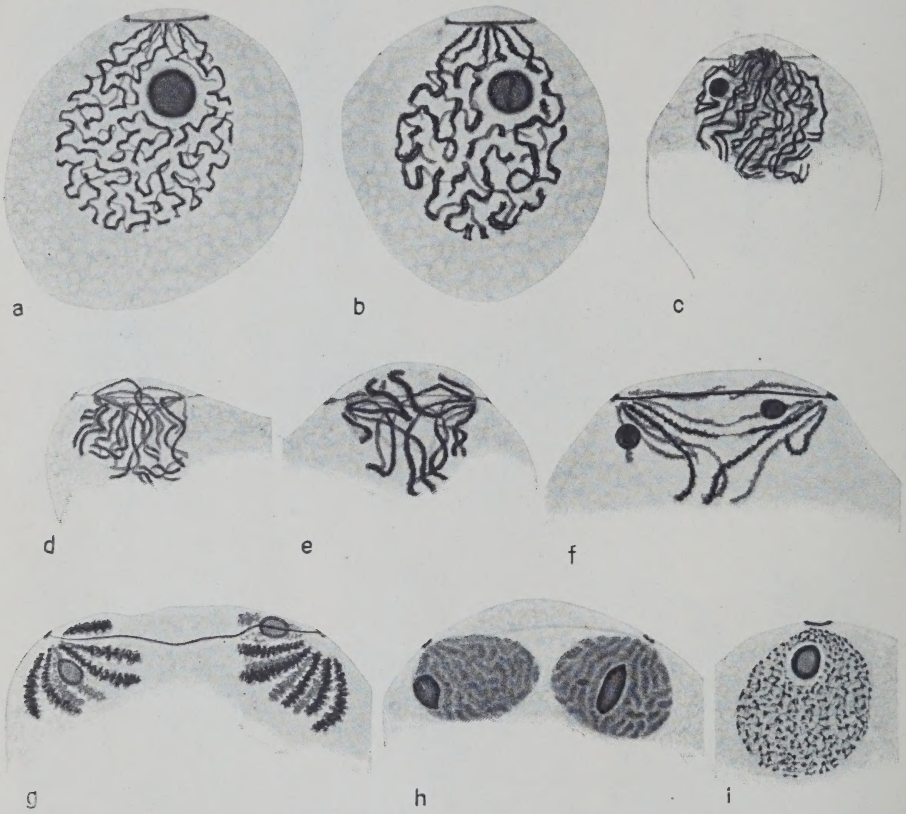


Abb. 215. *Collozoum inerme.* Kernteilung der extrakapsulären Körper. a, b, g, h. i zweiter, c—f dritter Teilungsschritt (auf a und b sind die ganzen e. K. dargestellt, sonst um die peripheren Teile [das Innere ist stark vakuolisiert]), a—b Prophase, c Meta-, d—f Anaphase, in f Teilung des Centrosoms, g, h Telophase, i Interphase mit junger Centralspindel. Pikrinessigsäure, a, b, f—i nach 5 μ Paraffinschnitten, c—e nach Totalpräparaten, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2300fach. Aus Bělař 1926.

Mantelfasern entsprechende Gebilde vorhanden sind. Unter Auseinanderweichen der beiden inzwischen stabförmig gewordenen Tochtercentren, die durch die Centrodesmose miteinander verbunden bleiben, rücken nun die schleifenförmigen Chromosomen auseinander und es entsteht schließlich eine spindelartige Figur, die aber nur von Chromosomen und der Centrodesmose gebildet wird (e, f). In den Telophasen wird wieder die Längsspaltung der Chromosomen bemerkbar. Strahlungsphänomene fehlen hierbei vollkommen.

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen extranukleären Centren finden sich bei einigen Protozoen sowie Algen und Pilzen intranukleäre. Da zudem häufig jegliche Strahlung fehlt, so ist es oft sehr schwer, diese deutlich nachzuweisen. Trotzdem ist es in mehreren Fällen möglich gewesen. Man nennt die Kerne mit intra-

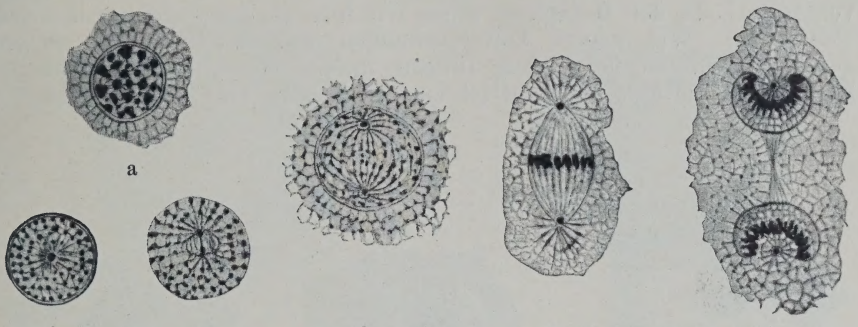


Abb. 216. *Centropyxis aculeata* (Thecamöbe). Kernteilung. (Auf b und c ist nur der Kern, auf a, d—f auch ein Teil des Cytoplasmas dargestellt.) a Ruhekern, b—d Prophase, Auftreten (b) und Teilung (c, d) des Centrosoms, e Metaphase, f Beginn der Telophase. Nach Schaudinn (Nachlaß 1911) aus Doflein.

nukleärem Centrum Centronuklei. Sie sind offenbar die ursprünglicheren Typen, von denen die extranukleären Centren sekundär abzuleiten sind.

Eine Anzahl Beispiele möge uns diese Verhältnisse bei den Protisten etwas deutlicher machen. Abb. 216 zeigt intranukleäre Centren, von

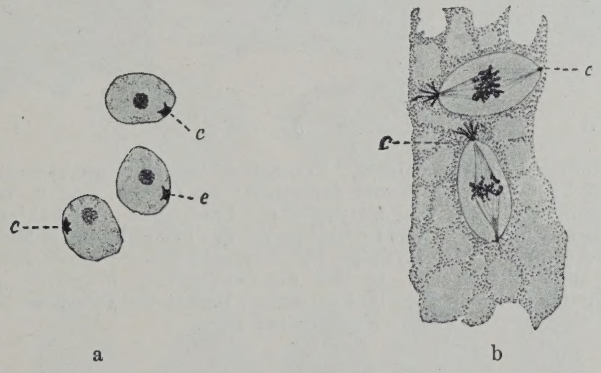


Abb. 217. *Achlya polyandra.* a Ruhekerne, b Metaphase mit intranukleärem Centrosom (c). Chromessigsäure, Schnitte, a Eisenhämatoxylin, b Gentianaviolett nach Gram. Vergr. 2700fach. Nach Mücke 1908 aus Tischler.

Centropyxis aculeata, die durch ihr Verhalten bei der Kernteilung sich als solche ohne weiteres erweisen. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem Pilz *Achlya polyandra* (Abb. 217). Das Flagellat *Collodictyon* (Abb. 218) zeigt nur in den Prophasen eine Strahlung an den Centren, während später nichts mehr davon zu beobachten ist und bei *Eudorina*

(Abb. 219) fehlt jegliche Strahlung. Trotzdem kann auch hier in dem fast völlig ungefärbtes Gerüst des Ruhekernes neben dem Nukleolus (Karyosom) das Centrum als kleines Korn festgestellt werden.

Abb. 220 zeigt die Mitose von dem Infusor *Stylonychia mytilus* im Leben (nach den Untersuchungen von Bütschli aus dem Jahre 1876, eine der ersten Beobachtungen des mitotischen Kernteilungsvorganges). In der Metaphase sehen wir hier an den Polen strukturlose Polkappen. Wie neuere Untersuchungen von Mulsow an *Stentor* gezeigt haben, ist bei diesem Infusor in der Metaphase die Polkappe kugelig und enthält ein Centriol eingeschlossen. Die verbreiterten Pol-

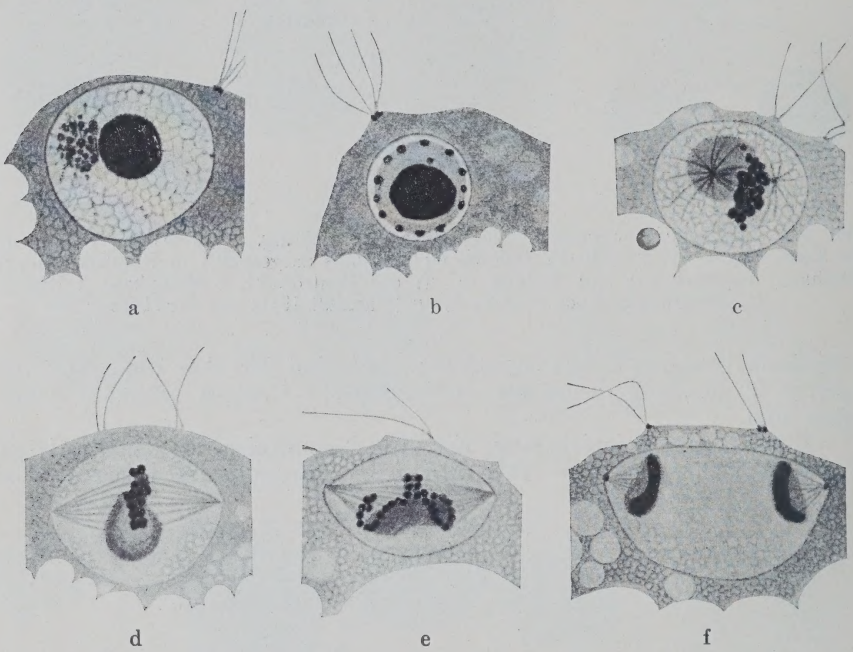


Abb. 218. *Collodictyon triciliatum.* Kernteilung (es sind nur Ausschnitte aus dem plasmareichen Vorderende des Tieres dargestellt; die Geißeln sind in Wirklichkeit viel länger). a Ruhekern, links vom Karyosom das Centrosom mit Strahlung, b Prophase, c Übergang zur Metaphase; junge Centralspindel mit Polstrahlung, d Metaphase, Karyosom mit der Äquatorialplatte vereinigt, Chromosomen geteilt; dieses, sowie das folgende Stadium ist stark differenziert, so daß die Centrosomen unsichtbar geworden sind. e Anaphase; unten das gequollene (?) Karyosom, f Beginn der Telophase. Vergr. 2300fach. Nach Bělař 1921.

kappen entsprechen bereits wieder geteilten Centren (Abb. 221). Sehr deutlich ist die Persistenz der Centren bei *Haplosporidium limnodrili* zu beobachten, da sie im geteilten Zustand auch im Ruhekern vorhanden und durch eine Centralspindel dauernd verbunden sind (Abb. 222). Bei Beginn der Mitose wird die Spindel etwas länger und breiter und an ihren Polen bilden sich achromatische quergestellte Polkappen aus (b—e), die ersten Schritte der Centren zur nächsten Teilung. An dieser Mitose ist noch auffallend, daß man in der Meta- und Anaphase nicht scharf individualisierte Chromosomen erkennen kann, sondern nur einen Ring

von chromatischen Körnern. Der in diesen Kernen noch neben der Spindel liegende Nukleolus oder Binnenkörper wird hier einfach mit verteilt, während er sonst fast allgemein der Auflösung verfällt.

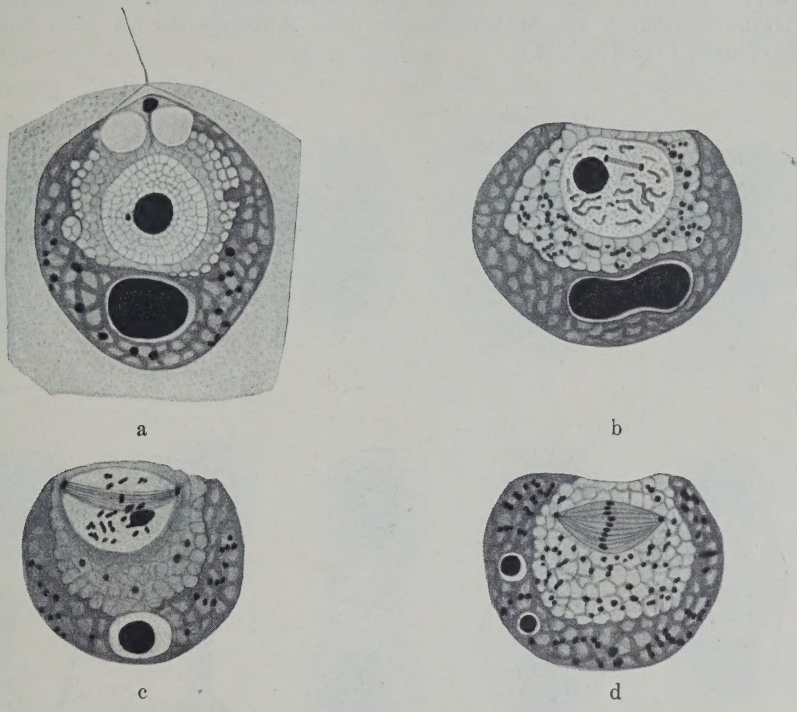


Abb. 219. *Eudorina elegans.* a Ruhekern mit Entosom (intranukleäres Centrum), b frühe Prophase mit Teilung des Centrums, c späte Prophase mit Centralspindel, d Metaphase. Vergr. 1900fach. Nach Hartmann 1921.

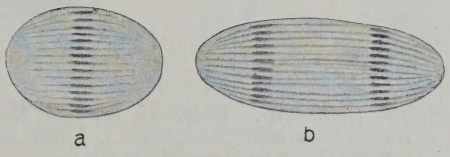


Abb. 220. *Stylonychia mytilus.* Meta- und Anaphase der Mikronukleusteilung (erste Reifungsteilung) im Leben beobachtet. Vergr. nicht angegeben. Nach Bütschli 1876.

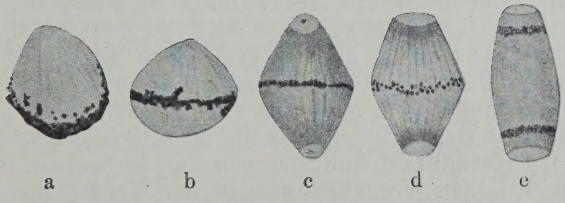


Abb. 221. *Stentor coeruleus.* Mikronukleusteilung vor der Konjugation (unsicher ob Reifungs- oder Vermehrungsteilung). a frühe Prophase, b Übergang zur Metaphase, c Metaphase mit Centriolen, d früheste Anaphase, Centriolen schon geteilt (verbreiterte Polkappen), e späte Anaphase. Sublimatalkohol, Schnitte, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2150fach. Nach W. Mulsow.

Dagegen scheint bei Amöben der Gattung *Vahlkampfia* (Abb. 223) der Binnenkörper oder das Karyosom die Rolle des Centrums zu spielen. Auch bei Trypanosomen, deren Kernteilung meist als Amitose beschrieben wird, kommt wohl dem Binnenkörper die Funktion des Teilungscentrums zu, während aus dem Außenkern die Chromosomen hervorgehen (Abb. 224).

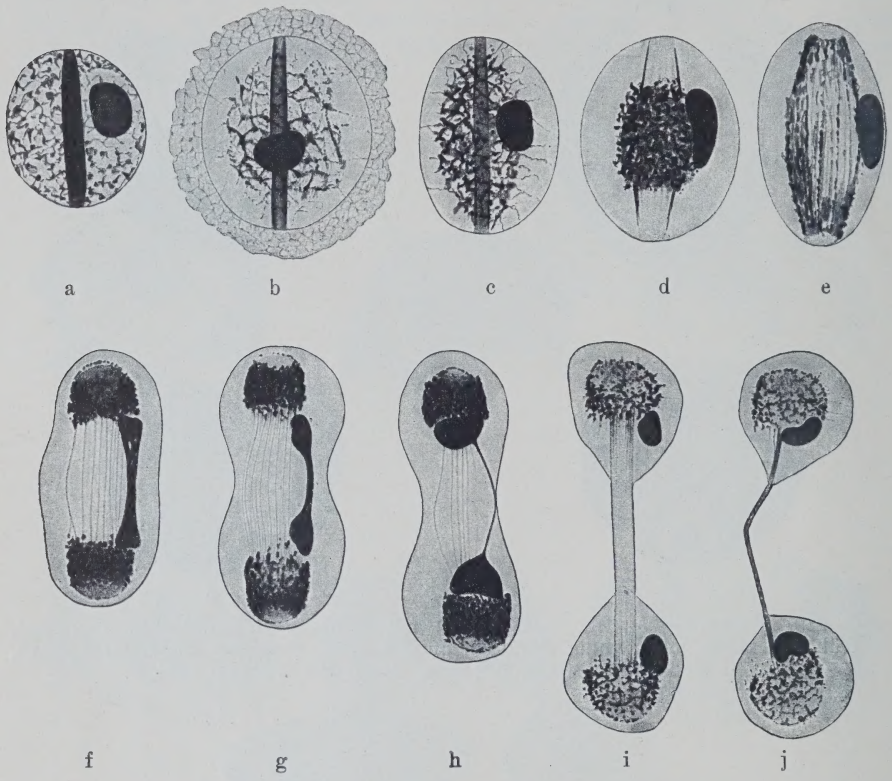


Abb. 222. *Haplosporidium limnodrili.* Ruhekern (a) und Kernteilung. b—c Prophase, d Metaphase, e frühe, f—h späte Anaphase, i, j Telophase. Vergr. 3000fach. Nach Granata aus Hartmann.

Zum Schluß sei noch die Kernteilung einer Amöbe, der *Amoeba terricola* wiedergegeben (Abb. 225). Hier bildet sich die mitotische Figur, bestehend aus Spindel und Chromosomen, nur aus dem zentralen Teile des Kernes, während stark färbbare Nukleolen, die im Ruhekern der Kernmembran angelagert sind, zu einem netzartigen mit Körnchen durchsetzten Gerüst sich auflösen, das die mitotische Figur ganz umgibt. Die Stadien der Kerndurchschnürung von der Metaphase an lassen die eigentlichen mitotischen Vorgänge infolge der Verdeckung der Spindel und Chromosomen durch diese Substanzen gar nicht erkennen und die Kernteilung erscheint dann völlig als Amitose (g—i). Das Beispiel zeigt, wie vorsichtig man in der Beurteilung eines Kernteilungsvorganges als Amitose bei Protisten sein muß.

Wenn wir nach dieser Übersicht, die natürlich nur ein ganz beschränktes Bild von der außerordentlichen Mannigfaltigkeit dieser Vorgänge (besonders bei den Protozoen) geben konnte, die mitotischen Kernteilungsvorgänge bei Tieren, Pflanzen und Protisten vergleichend betrachten, um die wesentlichen Züge daraus abzulesen, so treten uns in allen Modifikationen, so grundverschieden sie auch auf den ersten Blick erscheinen, doch überall die beiden Strukturelemente übereinstimmend

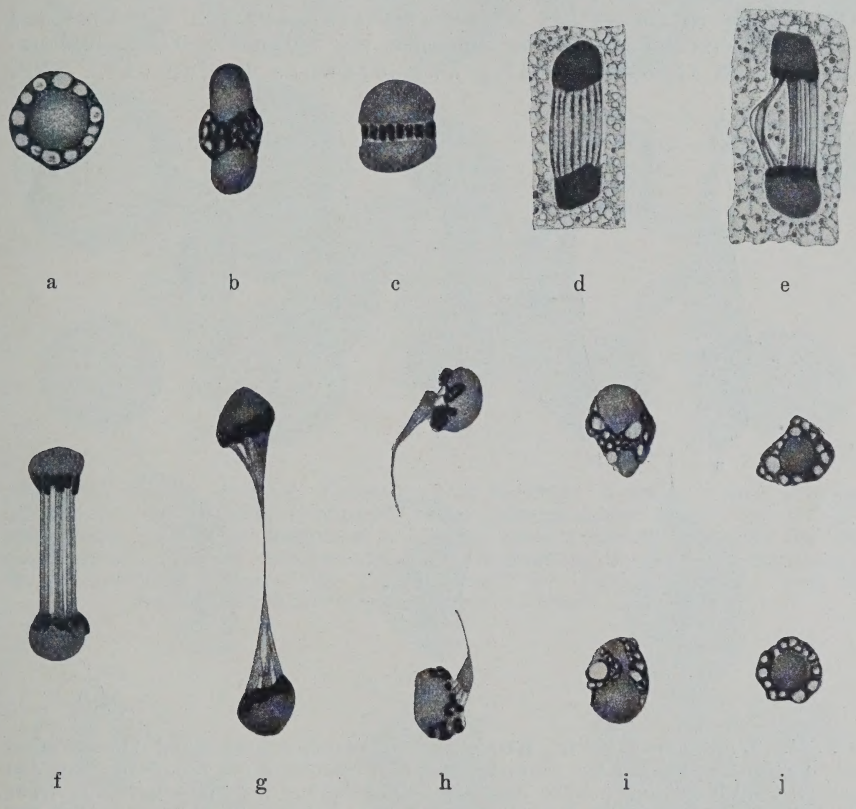


Abb. 223. *Vahlkampfia bistadialis.* Kernteilung. (Auf d und e ist ein Teil des Cytoplasmas dargestellt.) a Ruhekern, b Prophase, c Metaphase, d späte Anaphase, e späteres Stadium; links sind einige Spindelfasern (infolge Druckwirkung des schrumpfenden Cytoplasmas?) nach außen ausgebogen; f dgl., g Übergang zur Telophase, h Trennung der Polkörper von den Zwischenkörpern, i—j Ende der Telophase. Vergr. 2000fach. Nach Kühn aus Bělař.

entgegen, die wir schon eingangs als Kennzeichen für die Mitose hingestellt haben; die generative Komponente in Form von Chromosomen, und die Teilungskomponente, Spindel, die vermutlich in enger Verbindung mit den Chromosomen den ganzen sog. achromatischen Teilungsapparat bildet. Bei der Wichtigkeit dieser Elemente wollen wir uns nun des Genaueren mit einigen ihrer Besonderheiten und Gesetzmäßigkeiten beschäftigen.

β) Die Chromosomen.

Bau der Chromosomen.

Die Kernteilungen des Salamanders und der Zwiebel, aber auch die von Einzellern (Gregarinen und anderen Protozoen) haben uns genügend Anschauungsmaterial geliefert, um zu erkennen, wie sich aus der Struktur des sog. Ruhekerns durch Umordnung der Strukturen unter Einziehung der Verbindungsfäden Schritt für Schritt allmählich die Chromosomen entwickeln, die sich in ähnlicher Weise in der Telophase wieder in ein solches Netz zurückverwandeln. In den Pro- und Telophasen erscheinen die Chromosomen bei vielen Objekten als langgestreckte, ja vielfach spirälig angeordnete Fäden (Abb. 226).

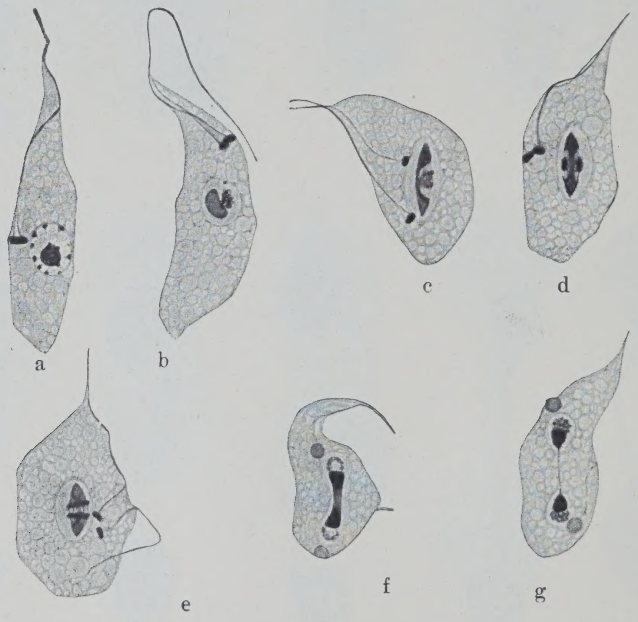


Abb. 224. *Trypanosoma loxiae.* Kernteilung. a Chromosomenbildung (?) im Außenkern, b Zusammenballung der Chromosomen, c, d Streckung des Karyosoms und Anlagerung des Chromatins, e frühe Anaphase; Abstumpfung der Spindelpole, f, g frühe Telophase, Umwandlung der Spindelpolteile in den Außenkern. Klatschpräparat von Blutagarkultur. Nach Bělař.

Die Spiralstruktur, die in neuerer Zeit vielfach in der Pro- und Telophase nachgewiesen worden ist, kommt vermutlich daher, daß auf diesen Stadien die Chromosomenfäden außerordentlich in die Länge wachsen. Da aber durch die inzwischen zur Ausbildung gelangende Kernmembran der Raum für die in den Ruhezustand übergehenden Chromosomfäden begrenzt ist, so sind sie schon rein mechanisch gezwungen, derartig knitterige oder direkt spiralige Formen anzunehmen. Das Längenwachstum der Chromosomen erreicht in den Prophasen seinen Höhepunkt, weshalb in den Telophasen die Spiralstrukturen seltener zur Beobachtnug kommen. Wo dies der Fall ist, handelt es sich in der Regel um Kerne, bei denen nur ein ganz kurzes Ruhestadium zwischen zwei Teilungen eingeschaltet ist, so daß gewisser-

maßen das für die früheste Prophase charakteristische Längenwachstum der Chromosomen nun schon in der Telophase der vorhergehenden Teilung beginnt.

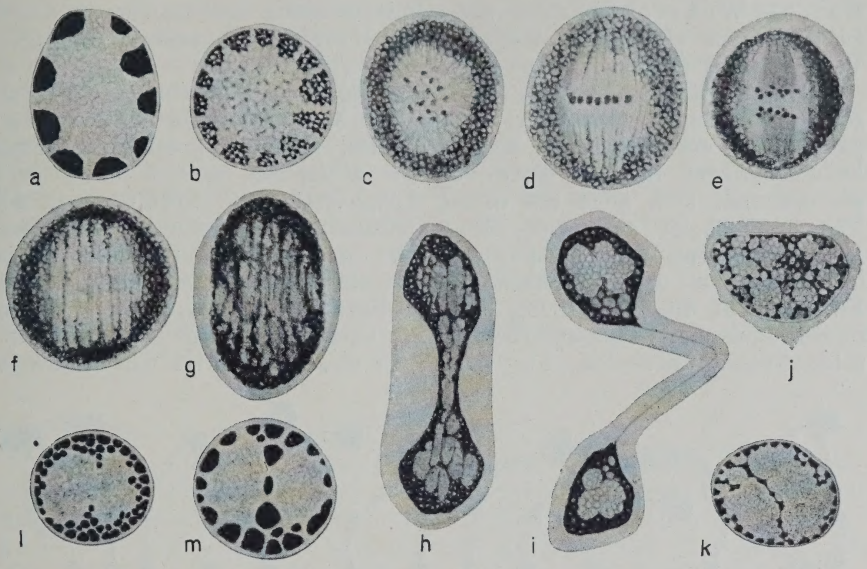


Abb. 225. *Amoeba terricola.* Kernteilung. a Ruhekern, b frühe, c späte Prophase, „Dispersion" der Nukleolarsubstanz zu einem „chromatischen" Mantel, der die Kernteilungsfigur einhüllt, d Metaphase, e frühe, f späte Anaphase, g Beginn der Telophase, Mitosencharakter verschwunden, h, i Durchteilung des Kerns, Aufquellung (?) der Kernmembran; Beginn der „Entmischung" der Nukleolarsubstanz, j—m Rekonstruktion der Nukleolen. Vergr. 1900fach. Nach Bělař.

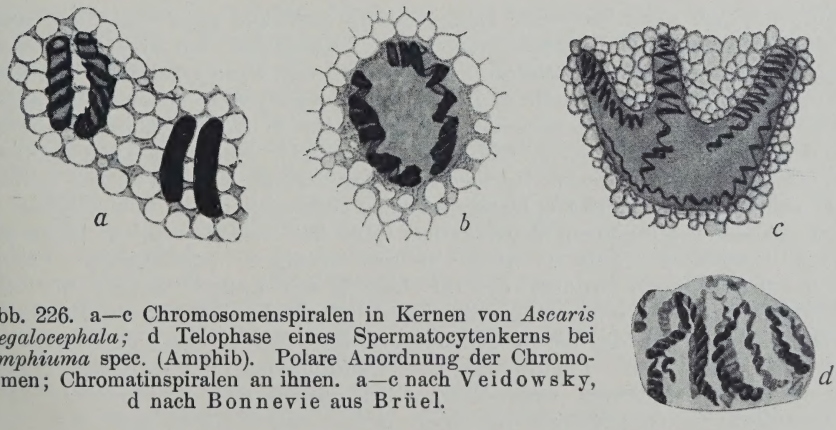


Abb. 226. a—c Chromosomenspiralen in Kernen von *Ascaris megalocephala;* d Telophase eines Spermatocytenkerns bei *Amphiuma* spec. (Amphib). Polare Anordnung der Chromosomen; Chromatinspiralen an ihnen. a—c nach Veidowsky, d nach Bonnevie aus Brüel.

In vielen Fällen läßt sich an den Chromosomen eine Zusammensetzung aus einzelnen Kügelchen beobachten, die als Chromomeren bezeichnet werden. Dem Aufbau der Chromosomen aus einzelnen Chromo-

meren mißt man neuerdings auf Grund des von Morgan ermittelten Faktorenaustausches bei den Kreuzungen der Taufliege *Drosophila* große Bedeutung zu. Das bisherige Beobachtungsmaterial ist allerdings noch sehr gering und bezieht sich nur auf wenige Objekte., Doch hat Wenrich bei *Phrygnotettix* festgestellt, daß die verschiedenen Chromosomen eine ganz konstante Anordnung der perlschnurartigen Verdickungen (Chromomeren) aufweisen (Abb. 227).

Die fadenförmigen, aus Chromomeren sich aufbauenden Chromosomen werden in der Regel gegen die Metaphase hin kürzer, kompakter und erhalten glatte Konturen. Der Höhepunkt der Verkürzung kann entweder in oder kurz vor der Metaphase erreicht sein, oder sie erstreckt sich noch bis in die Anaphasestadien. Spätestens in der Telophase, meist aber von der Anaphase an erfolgt ein erhebliches Längenwachstum der Chromosomen, und in dem Zustand größter Länge treten sie in den Prophasen wieder in Erscheinung. Bei vielen Formen geht die Verkürzung und Verdickung so weit, daß die Fäden in der Metaphase kurz-stäbchenförmige oder direkt kugelige oder ellipsoide Gestalt aufweisen. Für sehr viele dieser Fälle ist der Nachweis

Abb. 227. Das gleiche Chromosomenpaar von *Phrynotettix* in Konjugation aus 13 verschiedenen Zellen. Nach Wenrich aus Morgan.

erbracht, daß auch hier eine Längsteilung vorliegt, auch wenn das Auseinanderrücken der Chromosomen in der Anaphase den Eindruck einer Querteilung macht. In anderen Fällen ist die Frage nach den mikroskopischen Bildern deshalb nicht zu entscheiden, weil schon vom ersten Auftreten an die Chromosomen als ganz kurze Stäbchen oder Körner sich darstellen (siehe z. B. Abb. 212, 216, 223). Nach den ausgedehnten Erfahrungen an anderen tierischen, pflanzlichen und Protisten-Zellen, für die mit Sicherheit die Längsspaltung feststeht, die ja meist schon in den frühesten Prophasen deutlich ist, wird der Schluß wohl nicht zu gewagt erscheinen, daß es auch in den wenigen ungeklärten Fällen sich um Teilungen handelt, die im Prinzip mit Längsteilungen übereinstimmen und nur einen abgeänderten Verlauf der letzten Stadien aufweisen. Zwar wurde bis in die neueste Zeit für Kerne von Protisten, speziell Infusorien, Peridineen und Radiolarien Querteilung fadenförmiger Chromosomen angegeben. Doch lassen sich diese scheinbaren Querteilungen (wenigstens in einer Reihe von Fällen) auf das Auseinanderweichen vorher gespaltener, U-förmig gebogener Chromosomen zurückführen, wie dies Chatton zuerst an Peridineen nachgewiesen hat und wie es etwa unsere Abbildung von Radiolarien (Abb. 215 S. 276) des Genaueren zeigte.

Die zunächst so mannigfaltige Verschiedenheit in Bau und Teilung der Chromosomen läßt sich somit auf eine erstaunliche Gleichartigkeit und Regelmäßigkeit zurückführen. In diesem Sinne spricht auch die Beobachtung, daß nicht nur bei manchen Metazoen- und Pflanzenzellen, sondern auch bei verschiedenen Protisten, wie Radiolarien, Coccidien schon in den Telophasen die autonome Teilung der Chromosomen, also die autonome Längsspaltung für die nächste Teilung vorbereitet wird. Diese läßt sich besonders klar auch bei der sog. Monasterbildung im Echinodermenei erkennen (Boveri). Durch mechanische und chemische Einwirkungen kann man die Teilung der Centren und somit die ganze weitere Ausbildung der achromatischen Teilungsstrukturen unterdrücken. Trotzdem teilen sich die Chromosomen in ihren Verkürzungsstadien in zwei Hälften und es entstehen dadurch Kerne mit der doppelten Chromosomenzahl. Die Autonomie der Chromosomenteilung ist ein Ergebnis, das die neuere Forschung bei den verschiedenartigsten Typen aufgezeigt hat und das natürlich für die Physiologie und den Mechanismus der Kernteilung von großer Bedeutung ist.

Zahlengesetz.

Äußerst wichtig für die Beurteilung der Bedeutung der Chromosomen ist die Tatsache, daß die verschiedenen Organismenarten eine konstante Zahl von Chromosomen aufweisen, die sog. Zahlenkonstanz der Chromosomen. Mit ganz wenigen Ausnahmen, die sich aber nur als Abnormitäten erwiesen, hat sich die Zahlenkonstanz in sämtlichen Zellarten der untersuchten Individuen einer Art nachweisen lassen. Und gerade die Ausnahmen, die gefunden worden sind, bestätigen, wie wir noch sehen werden, die Regel. Die zur Beobachtung gelangten Zahlen erstrecken sich von 2 bis über 100. Man hatte früher vielfach geglaubt, daß bei niederen Organismen (Protozoen, Tallophyten) die Zahl der Chromosomen eine sehr geringe sei, und die Zahlen, die hier angetroffen werden, bewegen sich tatsächlich häufig zwischen 2 und 10. Doch hat sich herausgestellt, daß auch Protisten oft hohe Chromosomenzahlen besitzen (Heliozoen [*Actinophrys*] 44), und umgekehrt finden sich bei Blütenpflanzen und Metazoen vielfach niedere Chromosomenzahlen. Manchmal besitzen ganze Familien oder Ordnungen dieselbe Chromosomenzahl; so haben die Grillen und viele Feldheuschrecken 24, die Laubheuschrecken 34; in anderen Familien findet man dagegen große Schwankungen; aber auch hier lassen sich manchmal deutliche Regelmäßigkeiten nachweisen, indem verschiedene Multipla von einfachen Chromosomenzahlen für gewisse Familien charakteristisch sind, wie es neuerdings für die Gattung *Datura*, die Familie der Rosen u. a. nachgewiesen worden ist. Die verschiedenen Gattungen und Untergattungen der Rosen sind nach den eingehenden Untersuchungen von Täkholm durch Vervielfachung der Chromosomensätze charakterisiert. Die niederste Zahl der reifen Keimzellen (dieselben enthalten die halbe, haploide Zahl im Gegensatz zu den vegetativen, aus der Befruchtung hervorgegangenen diploiden Zellen [2 n-Zellen]) beträgt 7; daneben finden sich Formen mit doppelter (diploider 14), dreifacher (triploider 21), vierfacher (tetraploider 28), fünffacher (pentaploider 35), sechsfacher (hexaploider 42) usw. Chromosomenzahl (Abb. 228).

Gerade Beobachtungen, die bei gewissen Individuen einer Spezies Abweichungen von der normalen Chromosomenzahl festgestellt, oder Versuche, die künstlich eine Änderung der Normalzahl herbeigeführt haben, bilden nun die stärksten Beweise für das Zahlengesetz der Chromosomen. Bei *Ascaris megalocephala* gibt es zwei Rassen, die eine hat die Chromosomenzahl 4 (Varietät *bivalens*), die andere die Chromosomenzahl 2 (Varietät *univalens*). Bei der Befruchtung ver-

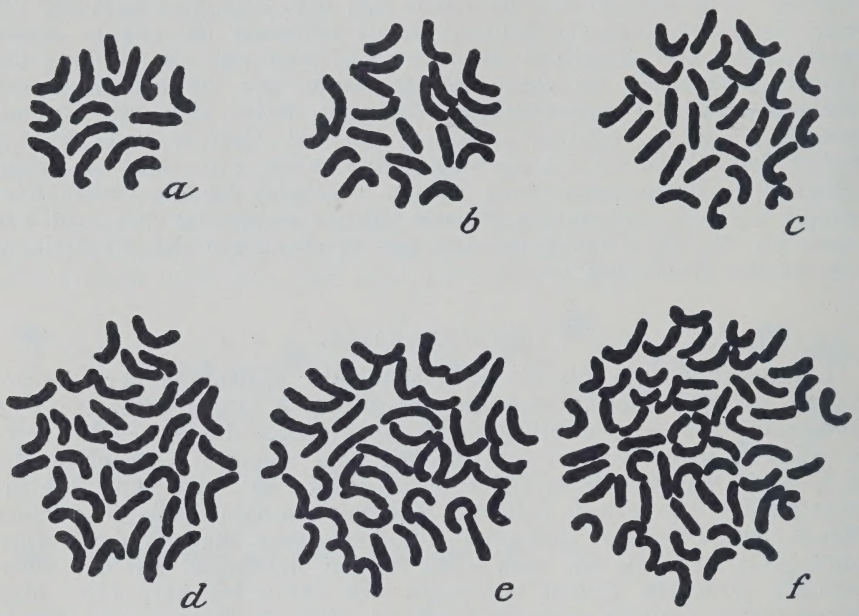


Abb. 228. Somatische Chromosomenplatten verschiedenchromosomiger Rosenarten. a *R. webbiana* (2 n = 14), b *R. chinensis* (2 n = 21), c „*Konrad Ferdinand Meyer*" (2 n = 28), d *R. tomentosa cuspitatoides* (2 n 35), e *R. nutkana* (2 n = 42), f oktoploider Bastard (2 n = 56). Nach Täkholm.

schmelzen, wie wir das später noch genauer sehen werden, Gameten, also Ei und Samenzelle, welche die halbe sog. haploide Chromosomenzahl, eine einfache Chromosomengarnitur (Heider) besitzen. Nun sind gelegentlich Bastarde zwischen der Varietät *bivalens* und *univalens* zur Beobachtung gelangt, bei der ein Ei mit zwei Chromosomen (*bivalens*) mit einem Spermium mit einem Chromosom (*univalens*) zur Vereinigung gekommen war. Alle Zellen eines solchen Wurmes haben nun die Chromosomenzahl 3 (Abb. 229).

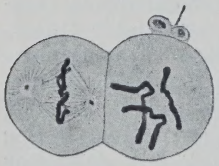


Abb. 229. Zweigeteiltes Ei von *Ascaris megalocephala bivalens*, das durch einen Samenkörper von *A. megalocephala univalens* befruchtet worden ist und dessen Kerne daher je drei Chromosomen enthalten. Nach Herla aus O. Hertwig.

Bastarde, deren Eltern sich in bezug auf Größe, Form und Zahl der Chromosomen unterscheiden, wurden mehrfach experimentell erzeugt, und auch hier zeigt sich stets die Chromosomenzahl, die aus der Summe

der beiden Elterngarnituren resultiert. Auch wenn aus irgendeinem Grunde, etwa durch eine Anomalie bei der Kernteilung, eine Abänderung der Chromosomenzahl in einzelne Zellen eintritt, so wird dieselbe nicht reguliert, sondern bleibt in allen Abkömmlingen dieser Zelle erhalten.

Wir wählen zur näheren Erläuterung ein Beispiel, das uns zugleich zeigt, daß die Zahlenkonstanz auch für die Protozoen gilt. Bei der Amöbe *Vahlkampfia bistadialis* kommen unter gewissen Bedingungen dreipolige Kernteilungen vor. Wie Kühn gezeigt hat, wird dabei die Normalzahl der Chromosomen (16—18) statt auf zwei auf drei Tochterkerne verteilt, wodurch mindestens zwei einen verringerten Chromosomenbestand erhalten (Abb. 230a u. b). „Wenn sich die drei simultan entstandenen Schwesterkerne von neuem teilen (Abb. 230 c), so treten in der einzelnen Äquatorialplatte weniger Chromosomen auf als normal, und in allen drei zusammen die doppelte Normalzahl, also so viele als in der vorhergehenden Teilung auf alle drei Kerne verteilt wurden." Man muß gewiß mit Kühn daraus den Schluß ziehen, daß in jedem einzelnen Kern die Anzahl der Chromosomen derjenigen entspricht, die in ihn eingegangen ist. Wir werden später bei der Vererbung noch weitere frappante Beispiele dieser Art kennen lernen.

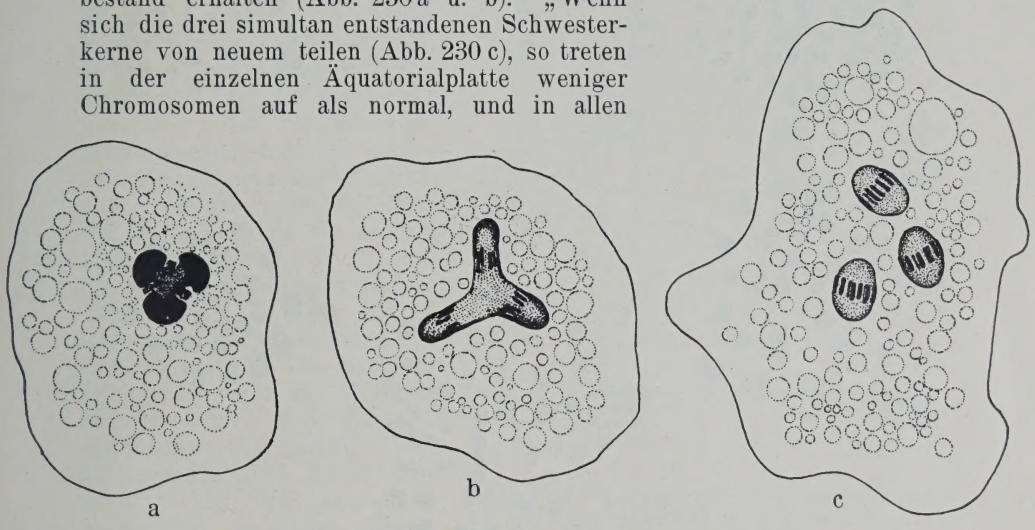


Abb. 230. *Vahlkampfia bistadialis*. a und b zwei Stadien der Entwicklung dreipoliger Kernteilungen sog. „Dreistrahler". c Erneute Teilung von Schwesterkernen, die aus simultaner Dreiteilung hervorgegangen sind. a Prophase, b Anaphase, c Metaphase. Osmiumsäure, Giemsa. Vergr. 1500:1. Nach Kühn.

An manchen Organismen, so bei Moosen und Spirogyren, ist es andererseits möglich, experimentell die Chromosomenzahl zu verdoppeln oder zu vervierfachen, und auch hier bleibt in den Abkömmlingen der polyploiden Zellen, wie sie genannt werden, die erhöhte Chromosomenzahl dauernd bestehen. Nirgends erfolgt eine Regulation der ursprünglichen Chromosomenzahlen. So konnte Boveri mit Recht das Gesetz formulieren: es gehen aus der Prophase, aus einem Kern so viele Chromosomen hervor, wie in der letzten Telophase in ihn eingegangen sind. — Ein Ausnahmefall für dieses Gesetz ist noch nicht aufgefunden worden.

Individualitätstheorie.

Der Satz von der Zahlenkonstanz der Chromosomen würde in einfachster Weisee seine Erklärung finden in der Annahme, daß die Chromosomen sich in dem Ruhekern nicht auflösen, sondern als irgendwie individualisierte Gebilde erhalten bleiben, um in den Prophasen wieder

Abb. 231. Kreuzung zweier Rassen des Schmetterlings *Phragmatobia fuliginosa* mit 29 und 28 Chromosomen. a Blastodermäquatorialplatte mit 58 Chromosomen (2 große X-Chr.), b desgl mit 56 (2 XZ-Chr.). a' und b' Tochterplatten der ersten Reifeteilung mit den entsprechenden haploiden Chromosomen (29 u. 28). c Blastodermäquatorialplatte mit 57 Chromosomen (darunter dem großen XZ und dem etwas kleineren X aus der Kreuzung 28 ♀ × 29 ♂. d und e Blastodermäquatorialplatten aus der Rückkreuzung 28 ♀ × (29 ♀ × 28 ♂) ♂. d mit 57 Chromosomen, das XZ- und X-Chromosom. e mit 56 Chromosomen, darunter die beiden XZ. Vergr. 3000mal. Nach Seiler 1925.

aufzutreten. Diese Annahme, die als die Individualitätstheorie der Chromosomen bezeichnet wird und die vor allem Boveri eingehend begründet hat, wird durch die bisher besprochenen Tatsachen der Zahlenkonstanz, besonders die kurz erwähnten Bastardierungsversuche schon weitgehend gestützt.

Speziell die neuen Versuche von Seiler an zwei Rassen des Schmetterlings *Phragmatobia fuliginosa*, von denen die eine 29, die andere 28 Chromosomen in den Gameten besitzt, bilden einen schlagenden Beweis für die Richtigkeit der Individualitätstheorie der Chromosomen. Die Unterschiede zwischen beiden Rassen beziehen sich auf ein Chromosomenpaar, das durch seine Größe ausgezeichnet ist. In der 29er Rasse ist dieses Paar kleiner als in der 28er Rasse, was daher rührt, daß von dem großen XZ-Paar der 28er Rasse je ein kleines Z-Stück abgetrennt ist, so daß die großen Chromosomen der 29er Rasse nur dem X-Teil der 28er Rasse entsprechen (Abb. 231 a u. b). Die Bastarde haben hier nicht nur 57 Chromosomen (28 + 29), darunter ein größeres XZ und ein etwas kleineres X (Abb. 231 c), sondern Seiler hat vor allem auch das Schicksal dieser Chromosomen bei den Reifeteilungen der Bastarde der 1. Generation, sowie ihr Verhalten in Bastarden der 2. Generation und bei Rückkreuzung in mühsamen Untersuchungen verfolgt und in allen Fällen genau die Resultate erhalten, die man auf Grund der Individualitätstheorie und der Vererbungslehre voraussagen konnte. So ergibt vor allem die F_1-Rückkreuzung eine Aufspaltung im Verhältnis von 1 : 1, also z. B. bei Rückkreuzung mit der 28er Ausgangsrasse zur Hälfte Tiere mit 56 Chromosomen (2 XZ) und zur Hälfte solche mit 57 Chromosomen wie der Bastard, mit einem größeren XZ und einem X-Chromosom (Abb. 232 d, e).

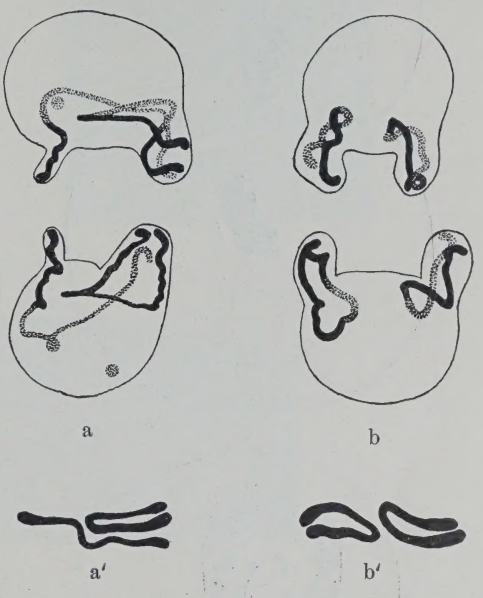


Abb. 232. *Ascaris megalocephala univalens.* Je zwei Schwesterkerne (a und b) eines Zweizellenstadiums, die zwei verschiedene Möglichkeiten der Anordnung der Chromosomen zeigen. Darunter (a' und b') die Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte, die der Anordnung der Chromosomen in den Tochterkernen entspricht. Nach Boveri.

Dazu kommen noch die Tatsachen, die Boveri bei *Ascaris megalocephala* aufgedeckt hat und die ihn zur Aufstellung der Individualitätstheorie geführt hatten. Sie liefern direkt den Beweis, daß aus bestimmten Teilen der Ruhekerne, die aus bestimmten Teilen der Chromosomen hervorgegangen sind, bei der nächsten Prophase genau wieder die entsprechenden Chromosomenteile sich entwickeln. Bei den Ascaris-Furchungszellen sind nämlich die Kerne mit charakteristischen Aussackungen versehen; diese Aussackungen entsprechen stets den ver-

dickten Chromosomenenden der Telophase und bei der nächsten Prophase gehen wieder die gleichen Enden der Chromosomen daraus hervor

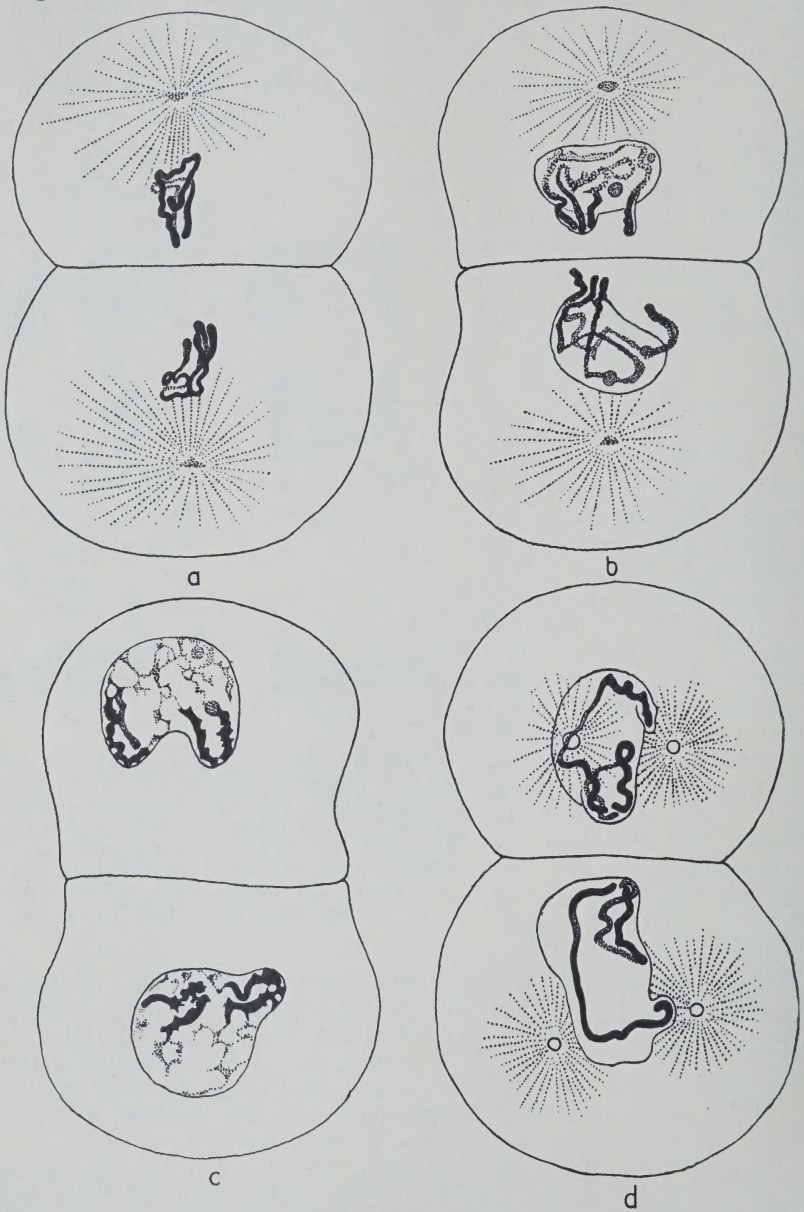


Abb. 233. *Ascaris megalocephala univalens.* a und b frühe und späte Telophase, c die beiden Ruhekerne und d die Prophase der 2. Teilung. Anordnung der Chromosomen wie in Abb. 232a. Nach Boveri.

(Abb. 232). Aber noch mehr, nicht nur die Chromosomenenden, sondern auch die Mittelteile gehen in den Prophasen in entsprechender Weise

aus den entsprechenden Chromosomenteilen der Metaphase hervor. Bei *Ascaris megalocephala* können die 2 Chromosomen in der Äquatorialplatte verschieden angeordnet sein, wovon in der Abb. 232 zwei Möglichkeiten dargestellt sind. Diese verschiedenen Variationen der Lage der Chromosomen übertragen sich auf die Tochterplatten, und die beiden Tochter-

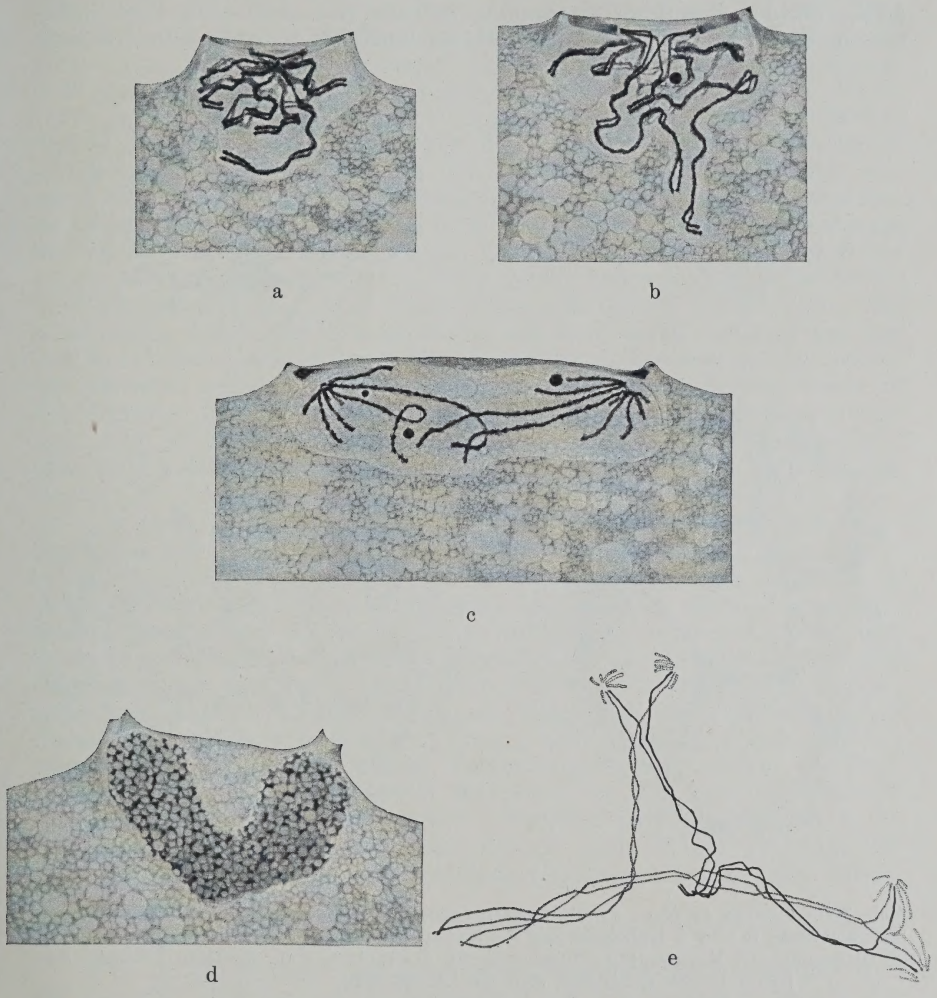


Abb. 234. *Aggregata Eberthi.* Kernteilungsstadien aus der Sporogonie. a, b Anaphase; c Telophase; d Ruhekerne, die durch eine Brücke verbunden sind, die aus den Enden der beiden langen Chromosomen hervorgegangen ist; e Anaphase (dritter Teilungsschritt eines männlichen Gametocyten); nur die Chromosomen dargestellt. Vergr. 2300fach. Nach Bělař.

kerne gehen in den Telophasen in entsprechender Weise in das Ruhestadium über (Abb. 232 u. 233). Dadurch, daß nicht jedes der Chromosomenenden im Ruhekern seine besondere Aussackung erhält, sondern durch Zusammenlegung zwei oder mehrere Schleifenenden in eine Aus-

sackung geraten, kommt eine größere Anzahl von Variationen vor; doch zeigen zwei Tochterkerne, die aus einer Teilung hervorgegangen sind, auch in dieser Hinsicht weitgehende Uebereinstimmung (Abb. 232, 233). Wenn derartige Kerne nun zu Beginn der nächsten Teilung in die Prophase übergehen, so weist das Bild der Kerne wieder die gleiche gegenseitige Schleifenanordnung der Chromosomen auf (Abb. 233 d). Die Übereinstimmung gerade der selteneren Konfigurationen der Chromosomenenden ist so auffallend, daß keine andere

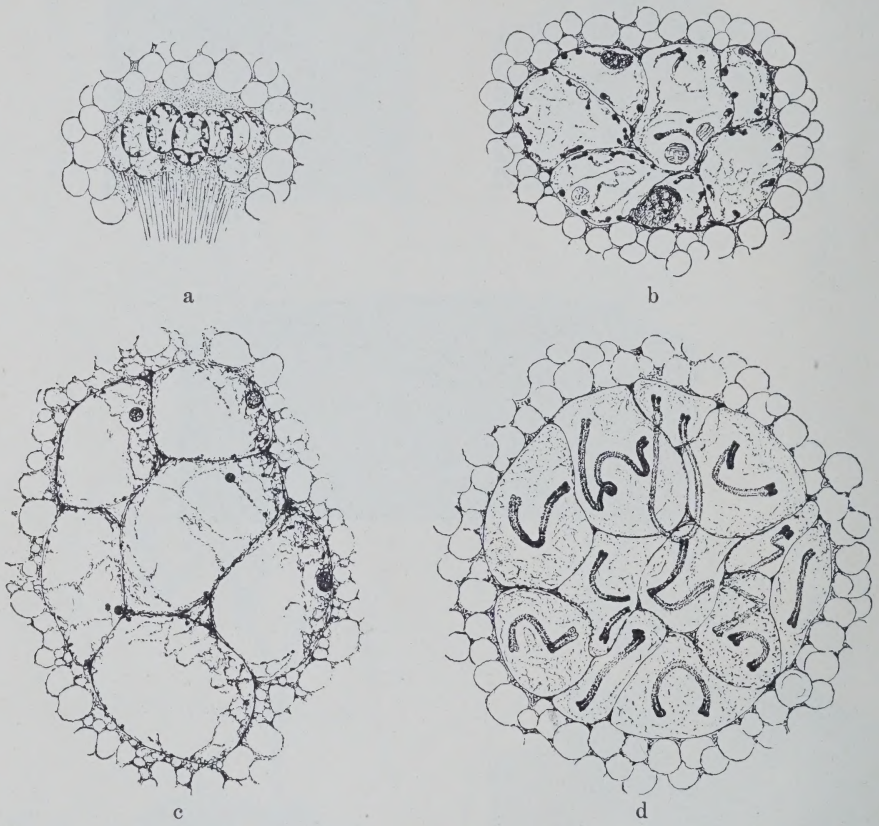


Abb. 235. *Cyclops viridis.* Furchungsteilungen. a späte Telophasen und Bildung von Karyomeriten, b und c Ruhekern mit deutlicher Abgrenzung der aus den Karyomeren hervorgegangenen Kernbezirke (Chromosomen), d Prophase einer späteren Teilung. Aus jedem Bezirk entwickelt sich ein Chromosom. Nach Heberer.

Erklärung übrig bleibt, als daß in beiden Tochterkernen auch während der Kernruhe in dem Gerüststadium die identische Gruppierung, die sie in der Äquatorialplatte der vorausgegangenen Teilung erhalten haben, in für unsere Hilfsmittel nicht erkennbarer Weise völlig gewahrt geblieben ist. Man kann daher mit Recht von einem Erhalten der Individualität der Chromosomen sprechen, auch wenn noch so weitgehende chemische und morphologische Umänderungen in der Zwischenzeit sich an ihnen abgespielt haben. Ob das sich erhaltende „Individualisierte" die sog. chromatische oder achromatische Substanz

ist, mag uns nach all dem, was wir in einem früheren Kapitel über den geringen Wert dieser Unterscheidungen ausgeführt haben, vorläufig gleichgültig sein. Wichtig ist nur, daß irgend eine strukturelle Kontinuität die Chromosomen des Mutterkernes mit denen der Tochterkerne verbindet.

Die Bedeutung der „Individualitätstheorie der Chromosomen" veranlaßt uns, noch einen zweiten ähnlichen Fall von einem Protozoon hier zu schildern, der um so bedeutungsvoller ist, als einige Stadien der Kernteilung, deren Vorhandensein eine Rolle spielt, bis in die jüngste Zeit geradezu als Amitosen angesprochen wurden. Bei den Kernteilungen in der Sporogonie von *Aggregata Eberthi,* die eine Mitose darstellt, bei der sich in ähnlicher Weise, wie wir es oben an Radiolarien kennen gelernt haben, in der Metaphase die Chromosomen einseitig in der Mitte an die Centralspindel anlegen, finden sich 6 Chromosomen, darunter 2 außerordentlich lange (Abb. 234). Vielfach setzt die Teilung in einem Zeitpunkt ein, in dem sich die Spalthälften dieser langen Chromosomen noch nicht völlig geteilt haben und an ihren Enden noch zusammenhängen. Auf diese Weise entstehen 2 Tochterkerne, die miteinander durch eine Brücke verbunden sind, deren Struktur mit der des Ruhekerns übereinstimmt (d). Diese Hantelfiguren wurden früher als Amitosen gedeutet. In der Prophase zur nächsten Teilung treten in den Brücken stets wieder die 4 Enden der langen Chromosomen zutage und zwar in der gleichen gegenseitigen Anordnung wie in den Telophasen (e). Also ein Gegenstück zu den Boverischen Befunden an *Ascaris.*

Ein weiterer Beweis für die Erhaltung der Individualität der Chromosomen auch in Ruhekernen bilden Fälle, bei denen die Chromosomen in den Telophasen einzeln für sich in kernartige Bezirke, Karyomeren, sich umwandeln, und diese Kernbezirke im Ruhekern deutlich gesondert erkeknnbar bleiben, wie es vor allem Bilder von einigen Insekten und Copepoden aus neuerer Zeit genau darstellen. Heberer hat kürzlich das überzeugendste Beispiel in den ersten Furchungsteilungen von *Cyclops viridis* beschrieben. In den Telophasen bildet sich jedes Chromosom zu einem gesonderten Kernbläschen, einem Karyomer, aus (Abb. 235 a); diese legen sich unter starker Volumzunahme aneinander und verschmelzen zu einem einheitlichen Ruhekern, in dem aber die Grenzen der einzelnen Karyomeriten deutlich erkennbar bleiben (Abb. 235 b, c). Aus jedem dieser abgegrenzten Kernbezirke geht in der Prophase der nächsten Teilung wieder das betreffende Chromosom hervor (Abb. 235 d).

Größen- und Formverschiedenheiten der Chromosomen.

Für die Richtigkeit der Individualitätstheorie spricht ferner auch die Tatsache, daß bei vielen Organismen die Chromosomen nach Form und Größe ganz charakteristische, offenbar erblich fixierte Unterschiede aufweisen. Dies wurde zunächst vereinzelt (bei Insekten) festgestellt, heute sind aus allen Tier- und Pflanzen-, ja auch Protozoengruppen (Sporozoen, Heliozoen) solche charakteristische Chromosomenverschiedenheiten bekannt (Abb. 236). Da die Kerne der höheren Tiere und Pflanzen durch Verschmelzung von einem Ei- und Samenkern entstanden sind, die je die halbe, haploide Chromosomenzahl, eine einfache Chromosomengarnitur besitzen, so finden sich in den normalen (sog. diploiden) Zellen die verschiedenen Chromosomen stets deutlich paar-

weise, es sind 2 Chromosomengarnituren vertreten (Abb. 236a). Die eine Garnitur stammt eben vom Vater, die andere von der Mutter.

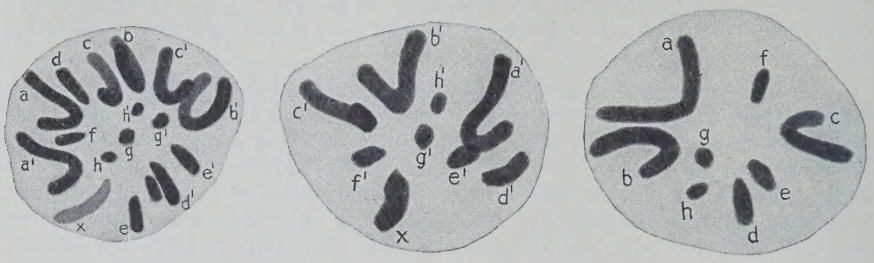


Abb. 236. *Stenobothus* spec. (Heuschrecke). a Äquatorialplatte einer Spermatogonienmitose in Polansicht. a—h und a^1—h^1 die beiden homologen Chromosomengarnituren von verschiedener Form und Größe; b und c zwei Tochterplatten der 2. Reifungsteilung mit je einer Chromosomengarnitur b mit, c ohne X-(= Geschlechts-)Chromosom. Vergr. 2200fach. Orig. von Dr. Bělař.

Nur die reifen Geschlechtszellen enthalten eine einzige Garnitur, den haploiden Satz. Die beigegebenen Abbildungen demonstrieren diese Verhältnisse (Abb. 236). Ja selbst für die Anordnung der Chromomeren in den verschiedenen Chromosomen gilt diese erbliche Fixierung der Teile, wie das schon oben angeführte Beispiel von Wenrich (Abb. 227) gezeigt hat.

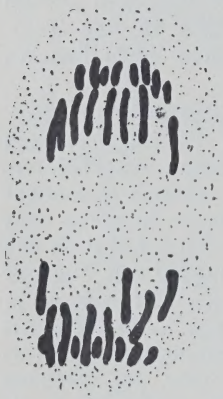


Abb. 237. Furchungsteilung eines durch ein Spermium von *Fundulus* befruchteten Eies von *Menidia*. Die kleineren *Menidia*-Chromosomen deutlich verschieden von den väterlichen. Nach Moenkhaus aus Haecker.

Die Verschiedenheit der Form und Größe der bestimmten Chromosomen bleibt auch erhalten nach einer Bastardierung, wie für eine Reihe von Fällen nachgewiesen wurde (Moenkhaus, Rosenberg, Seiler). So finden wir z. B. in der Furchungsteilung eines Bastardes von *Fundus* (Männchen) mit großen Chromosomen und *Menidia* (Weibchen) mit kleinen Chromosomen diese scharf verschiedenen Chromosomensorten gemischt (Abb. 237).

Verschiedenwertigkeit der einzelnen Chromosomen.

Die schlagendsten Beweise, daß die Chromosomen die Träger der Erbfaktoren darstellen, und die einzelnen Chromosomen verschiedene Gruppen von Erbfaktoren enthalten, haben in neuester Zeit Morgan und seine Schule beigebracht durch ihre Untersuchungen über den Faktorenaustausch im Erbgang der Taufliege *Drosophila*. Die Morganschen Resultate werden wir erst später bei der Besprechung der Vererbungserscheinungen kennen lernen. Bereits vor 20 Jahren hat Boveri durch äußerst geistreich ersonnene und durchgeführte entwicklungsmechanische Versuche an Seeigelkeimen einen Beweis für die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen erbracht, mit dem wir uns hier bekannt machen wollen. Bei Seeigeln gelingt es, doppelt befruchtete

Eier zu erzielen, in die zwei Spermien eingedrungen sind. In einem solchen Ei entstehen durch Teilung der beiden Spermacentren regulärerweise vier (nach Schütteln drei) Pole und zwischen diesen bilden sich vier (resp. drei) Spindeln aus. Das doppeltbefruchtete Ei enthält aber 3 Kerne, den Eikern und die beiden Spermakerne, und da die haploide, einfache Chromosomengarnitur des typischen Eies 18 beträgt, finden sich in ihm mithin $3 \times 18 = 54$ Chromosomen. Diese 54 Chromosomen stellen sich nun zwischen die Pole der vier Spindeln so ein, wie es der Zufall fügt, d. h. in eine Spindel kommen mehr, in die andere weniger Chromosomen; jedes wird dann bei dem weiteren Verlauf gespalten, und seine Tochterhälften kommen an einen der Pole. Durch simultane Teilung entstehen gleichzeitig vier Blastomeren, die sehr verschiedenartige Zahlen von verschiedenen Chromosomen enthalten können, die sich ihrerseits aber ganz regulär durch Zweiteilung weiter vermehren. Da die $2 \times 54 = 108$ Chromosomen simultan auf 4 (resp. 3) Zellen verteilt werden und ihre Verteilung ganz vom Zufall abhängt, so werden nach den Zufallsregeln eine oder mehrere der 4 Zellen eines oder mehrere der Chromosomen einer vollen haploiden Chromosomengarnitur nicht erhalten, und man kann an dem Schicksal der Abkömmlinge dieser Zellen, die eine Lückenhaftigkeit ihrer Chromosomengarnitur aufweisen, verfolgen, ob und was das Fehlen eines oder mehrerer Chromosomen in der Entwicklung für eine Wirkung hat.

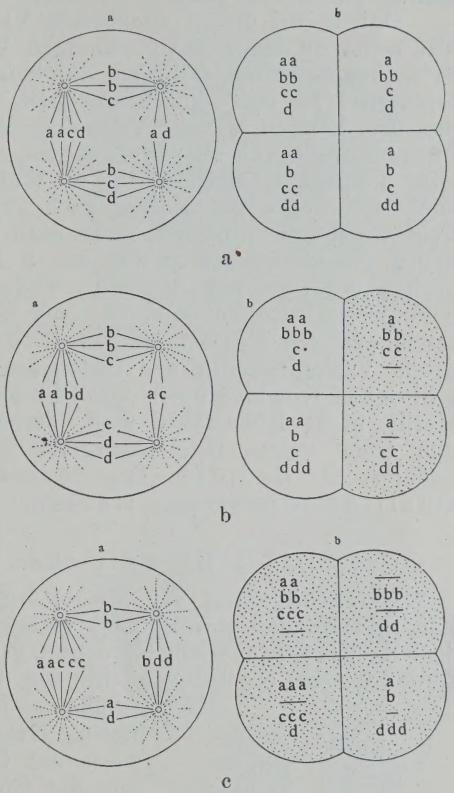


Abb. 238. Schema einiger möglicher Verteilungsweisen von drei Gruppen zu je vier Chromosomen in bispermen Eiern bei Simultanteilung in 4 Furchungszellen. In a hat jede Zelle jede der 4 Chromosomenarten, in b fehlt zweien je eine, in c jeder mindestens eine. Nach Boveri aus Gurwitsch.

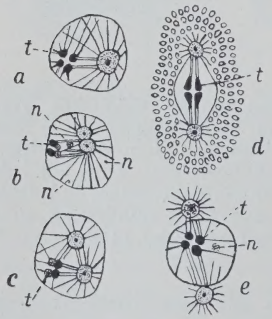
Isoliert man die vier Zellen, was durch Überführen in kalkfreies Seewasser leicht gelingt, so gehen die daraus sich entwickelnden Furchungsstadien entweder sehr bald zugrunde, oder sie bilden Larven mit verschiedenartigen Defekten, und nur ein ganz geringer Prozentsatz entwickelt sich normal, während die isoliert sich weiter entwickelnden Blastomeren normaler Vierzellenstadien lauter normale Larven liefern. Auch die aus dem Vierzellenstadium dispermer Eier entstehenden Ganzlarven sind zum großen Teil krankhaft. Von 1500 vierpoligen Keimen ergaben nur 2 eine normale Pluteuslarve. Dagegen lieferten Triaster-(Dreier-)Keime einen erheblich größeren Prozentsatz normaler Larven, nämlich unter 720 bereits 49

gute. Die krankhafte Entwicklung ist also durch die abnorme Zahl der Chromosomen, die die einzelnen Blastomeren erhalten haben, bedingt. Es kann aber nicht daran liegen, daß die Blastomeren eine geringere Zahl als die diploide Normalzahl erhalten, denn andere Versuche, wie die künstliche Parthenogenese und Merogonie (s. S. 462 f.), zeigen, daß auch Seeigeleier mit der Haploidzahl sich normal entwickeln. Es kann also nur das Fehlen bestimmter Chromosomen der Haploidgarnitur die Ursache von diesen schweren Ausfall- und Krankheitserscheinungen sein.

Daß es bei diesen simultanen Vierteilungen dispermer Eier in der Tat meist zu einer unvollständigen Verteilung der Chromosomengarnituren kommen muß, läßt sich durch folgendes Schema (Abb. 238) leicht erläutern: Es sind der Einfachheit wegen nur vier Chromosomen in den drei Kernen, die die vierpolige Mitose aufbauen, angenommen. Bei Vorhandensein von 18 Chromosomen, der für Seeigeleier typischen Zahl, wird die Mannigfaltigkeit und die Wahrscheinlichkeit des Fehlens einiger oder mehrerer Chromosomen noch größer. Die Wahrscheinlichkeit des Fehlens einiger Chromosomen ist natürlich bei Triastern („Dreiern"), bei denen die Chromosomen nur auf 3 Kerne verteilt werden, eine weit geringere als bei den „Vierern", wodurch sich die günstigeren Resultate der „Dreier"-Keime ohne weiteres erklären. Mit Sicherheit läßt sich somit aus den Untersuchungen Boveris der Schluß ziehen, daß die große Variabilität in der Entwicklung der dispermen Eier auf verschiedenen Kombinationen von Chromosomen beruht und daß diejenigen Kerne nicht lebensfähig sind, deren Chromosomen nicht wenigstens aus einer vollen Haploidgarnitur bestehen. Das heißt aber nichts anderes, als daß die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen müssen.

γ) Die achromatischen Teilungsstrukturen.

Die Schilderung der Mitose bei Tieren, Pflanzen und Protisten hat gezeigt, daß die Spindel erstens aus Protoplasma, zweitens aus dem Kern, drittens aus Kern und Protoplasmateil sich aufbauen kann; ferner hat sie ergeben, daß die sog. Polstrahlungen vollkommen fehlen können. Dagegen haben wir in verschiedenen Gruppen Fälle kennen gelernt, wonach die Centren stets den Ausgangspunkt für die Bildung auch der übrigen achromatischen Teilungsstrukturen gegeben haben. In



I

II

Abb. 239. I. Die erste Reifungsteilung der Spermatocyten von *Ascaris megalocephala univalens*. *a—d* Gewöhnlicher, *e* abweichender Typus, in *b* die Teilung des intranukleären Centrums, in *d* dessen Auswanderung aus dem Kern. *t* Tetrade, *n* Nukleolen. Nach Brauer aus Brüel. — II. Intranukleäre Centralspindel bei der ersten Reifungsteilung des Eies von *Gordius tolossanus* nach Vejdovsky aus Brüel.

einer Reihe von Fällen haben wir ferner die Tatsache kennen gelernt, daß die Centren permanente Zellorgane sind, die sich ebenso wie die Chromosomen, von Zelle zu Zelle kontinuierlich weitererhalten und nur durch Zweiteilung vermehren. Aus all dem ergibt sich, daß die

Centren als die wichtigsten Strukturelemente der gesamten achromatischen Teilungsstrukturen anzusehen sind. Den Cytocentren homologe Gebilde konnten nun auch speziell bei Protozoen intranukleär aufgefunden werden. Wenn auch hier meistens Strahlungsphänomene fehlen, so ergibt sich die Homologie dieser Gebilde doch aus ihrer Lagebeziehung zu den Spindelpolen, ihrer Vermehrung durch Zweiteilung, sowie ihrer in einer Reihe von Fällen nachgewiesenen Permanenz. Diese intranukleären Centren verlieren ihre Sonderstellung auch dadurch, daß

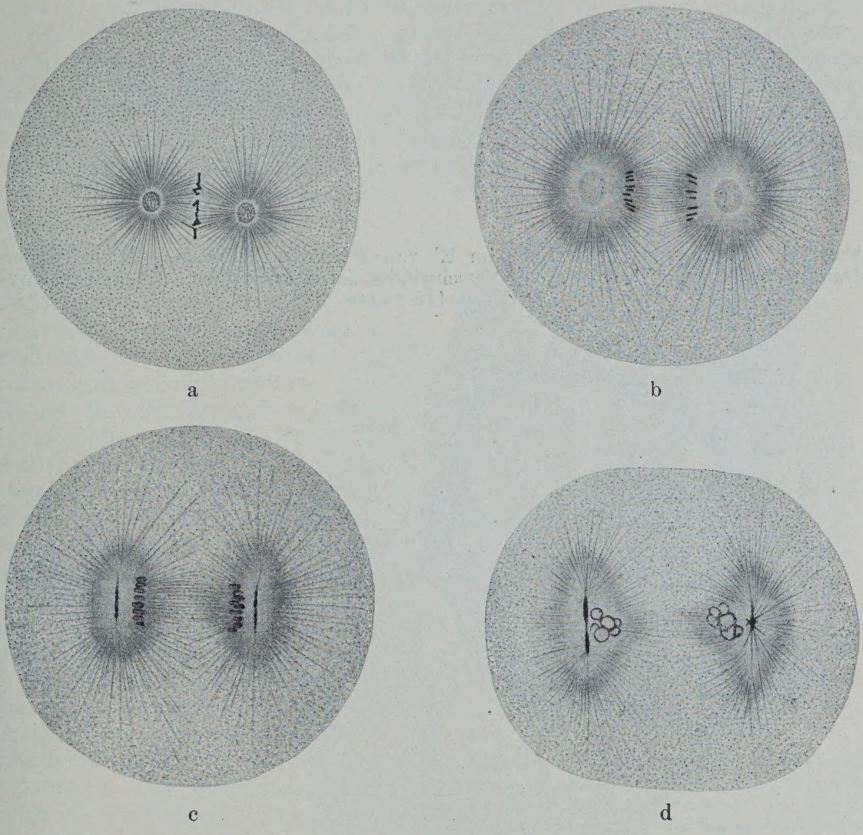
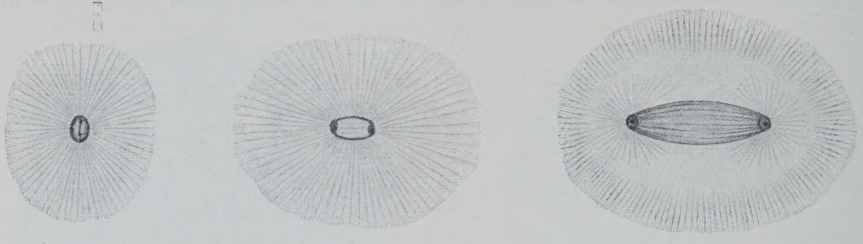


Abb. 240. Erste Furchungsteilung von *Echinus microtuberculatus*. a Metaphase, Centrosom körnig, darum helle Markschicht der Sphäre. b Anaphase, Centrosom vergrößert. c Späte Anaphase, Centrosom verkleinert, scheibenförmig; Chromosomen in Umbildung in Caryomeren. d Spätes Stadium, rechts Beginn der Centrosomenteilung. Nach Boveri aus O. Hertwig.

auch für einige Metazoen im Kern gelegene Centren nachgewiesen worden sind (Abb. 239). Ferner lernten wir bei anderen Protozoen sowie bei Pflanzenzellen Strukturen kennen, die wir geneigt sind, mit den Teilungscentren morphologisch und physiologisch in eine Reihe zu stellen, deren Permanenz und Kontinuität sich dagegen nur schwer oder gar nicht feststellen lassen. Ja, es sind sogar mitotische Teilungen bekannt, bei denen keine Spur von Teilungsstrukturen, weder Spindel noch Centren, bisher zur Beobachtung gelangt sind. Es fragt sich daher, ob

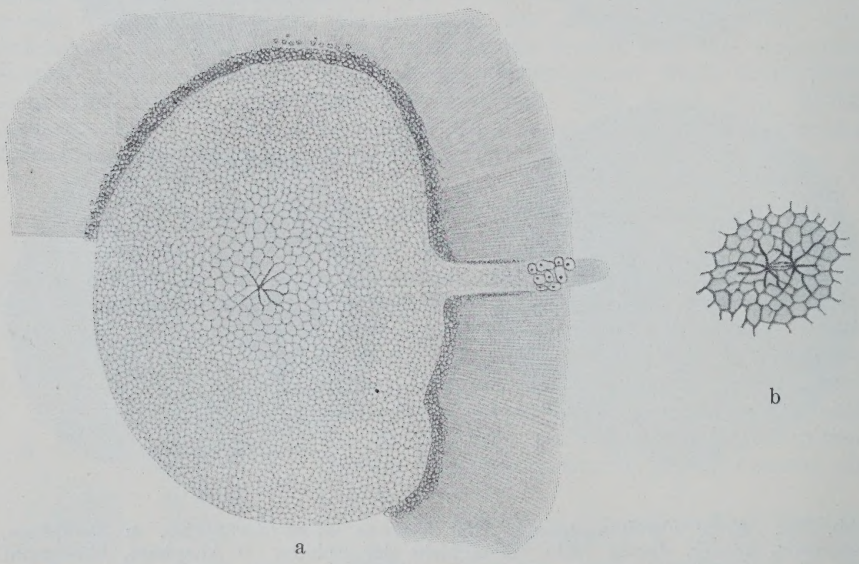
wirklich diese Teilungscentren ebenso wie die Chromosomen überall vorkommende permanente Zellbestandteile sind, die nur autonom durch Zweiteilung entstehen. Um zu dieser Frage Stellung zu nehmen, ist es zunächst notwendig, noch einmal des genaueren die Morphologie und die Homologie der Teilungscentren einer Betrachtung zu unterziehen.

Centren finden sich bei allen vielzelligen Tieren, einem großen Teil der Protisten und den meisten Thallophyten. Auch für einzelne Zellarten



a b c

Abb. 241. Teilung des Centrosoms im Ei von *Diaulula* (Schnecke). In c Tochterstrahlungen im neuen Centrosom vor Verschwinden der alten Strahlen. Nach Mac Farland aus Gurwitsch.



a b

Abb. 242. a Wabiges Riesencentrosom bei der ersten Furchungsteilung von *Rhynchelmis limosella* (Ringelwurm). Rechts ein Stück der Spindel mit den Karyomeren, die später in das Centroplasma treten. Im Innern Centriol mit Strahlen. b Ausschnitt aus der Mitte eines Riesencentrosoms auf einem späteren Stadium. Teilung und Zentralspindelbildung seitens des Centriols. Nach Vejdovsky u. Mrazek aus Gurwitsch.

von Moosen, Farnen und Gymnospermen sind noch Centren beschrieben, dagegen nicht für die Mehrzahl der Zellen dieser Pflanzengruppen und für keine Blütenpflanzen. Am besten untersucht sind die Teilungscentren der tierischen Eier und Furchungszellen, sowie die der Samenmutterzellen. Bei ihnen zeigt sich in der Regel, daß sie aus einem Centrosom mit eingeschlossenem Centriol bestehen. Auf die Umbildungen,

die das Protoplasma unter der Wirkung des Centrosoms erfährt, die Bildung von sog. Centrosphären und Archoplasma, Polstrahlungen um die Centren usw. wollen wir hier nicht eingehen, um so mehr, als unsere vergleichende Betrachtung schon gezeigt hat, daß es sich hier nicht um prinzipielle, allgemein vorhandene Erscheinungen handelt. Das eigentliche Centrosom dieser Zellen besteht meist aus einer homogenen Substanz. Die Teilung dieser Centren beginnt mit der Teilung des Centriols, die in der Regel schon in der Metaphase, ja oft schon vorher einsetzt. Es nimmt dabei die Form einer Hantel an, die zu einem dünnen Faden, der Centrodesmose, auswächst. Das eigentliche Centrosom verkleinert sich vielfach proportional zu seiner ursprünglichen Größe und teilt sich dann auch hantelförmig. In anderen Fällen bildet sich bei der Teilung des Centrosoms unter Auflockerung der Zwischenpartie eine Centralspindel und an den Polen derselben entstehen aus einem Teil der ursprünglichen Centrosomensubstanz die Tochtercentrosomen. Beim Seeigelei plattet sich das Centrosom in der Ana- und Telophase zu einer ovalen Scheibe ab, unter starker Vergrößerung bildet sich im Centrum eine verdichtete, oft stabförmige Partie, die zum neuen Centrum wieder heranwächst, während die ursprüngliche Centrosomenmasse abgestoßen und in den Bereich der Centrosphäre einbezogen wird (Abb. 240). Ja, manchmal bilden sich direkt innerhalb der vergrößerten, aber noch deutlich durch eine Grenzschicht erkennbaren Centrosomengrenze durch Verdichtung von Substanz um die Tochtercentriole neue Centrosomen, von denen innerhalb der ursprünglichen Substanz des Muttercentrosomes die Tochterstrahlungen zur Ausbildung gelangen (Abb. 241). Schließlich sind Fälle beschrieben, bei denen das Muttercentrosom noch vor der Centriolteilung unter Alveolärwerden mächtig heranwächst; nach Teilung des Centriols bilden sich um die Tochtercentren wieder neue Centrosomen aus, und der Inhalt des alten Muttercentrosomes wird allmählich in radiäre Strahlungsstrukturen umgewandelt. Auf diese Weise kommt es, daß manchmal 2, 3 solche ursprünglichen Centrosomenareale ineinanderstecken, indem durch Anhäufung von Mikrosomen die ursprüngliche Begrenzung der Muttercentrosomen lange kenntlich bleiben (Abb. 242 und 243).

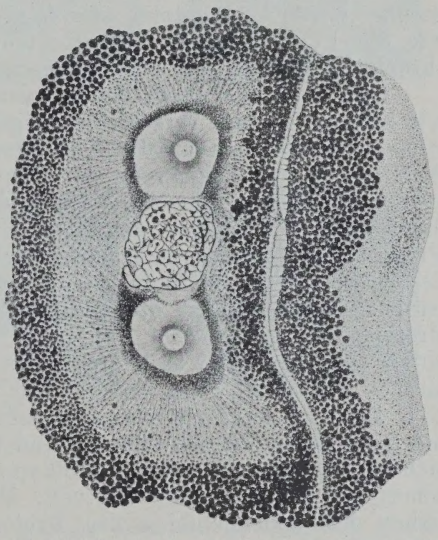


Abb. 243. Prophase der zweiten Furchungsteilung von *Rhynchelmis limosella* mit den beiden erwachsenen Prophasecentrosomen der folgenden Teilung. Das Areal des Riesencentrosoms noch zu erkennen, von den Tochterstrahlungen okkupiert (rechts Zellgrenze). Nach Vejdovsky u. Mrazek aus Gurwitsch.

Es ist nun vielfach die Frage diskutiert worden, ob die Substanz der Tochtercentrosomen aus der der Muttercentrosomen hervorgeht, oder ob sie stets neu von Centriolen ausgebildet wird. Dazu kommt noch, daß nicht nur bei den meisten Gewebszellen der Metazoen, in denen die

Teilungscentren der vegetativen Zellphase in Form von Doppelkörnern, sog. Diplosomen vorhanden sind, sondern auch bei vielen spermienbildenden Zellen es infolge Mangels einer Differenzierung zwischen Centrosomen und Centriolen, und bei dem wechselnden Größenverhältnis der Teilungszentren zu den Zellen, eine Unterscheidung, ob Centrosome oder Centriole vorliegen, völlig unmöglich ist. Uns erscheinen diese Streitfragen heute von nebensächlicher Bedeutung, besonders im Hinblick auf die Verhältnisse der Protozoen und Pflanzen, bei denen wir homologe Gebilde kennen gelernt haben, die solche Differenzierungen überhaupt nicht aufweisen. Die morphologische Differenzierung in Centrosom und Centriol, so wichtig und wertvoll ihr Vorhandensein oft erscheint, um die Permanenz der Teilungscentren darzutun oder den Charakter der betreffenden Strukturen überhaupt als Teilungscentren, als individualisierte Teilungskomponente zu erweisen, hat doch wohl nur eine sekundäre Bedeutung und das Wesentliche ist, daß überhaupt etwas Strukturelles, das bei jeder Teilung in Funktion tritt, hier von Zelle zu Zelle weitergeführt wird. Ob Centriol oder Centrosom, scheint ebenso nebensächlich wie die Frage, ob die sich erhaltende Struktur der Chromosomen ein chromatischer oder ein achromatischer Substanzanteil ist.

Damit ist im wesentlichen unser Standpunkt gekennzeichnet, den wir hinsichtlich der verschiedenartigen Teilungsstrukturen der Protisten einnehmen. So wertvoll die Ausbildung von Polstrahlungen zur leichten Auffindung und Erkennung der Centren zuweilen auch sein mag, maßgebend für deren Homologisierung darf sie uns nicht sein, was schon daraus erhellt, daß es gelegentlich auch Strahlungserscheinungen im Protoplasma gibt, sogar experimentell erzeugt werden können, die mit der Anwesenheit von Teilungscentren nichts zu tun haben. Unwesentlich ist auch die Frage, ob die Teilungscentren der Protisten, mögen sie im Protoplasma liegen oder im Kern, ein eingeschlossenes Centriol besitzen oder nicht und ob letzteres das Wesentliche sei. Wenn in den Polkappen von *Stentor* ein Centriol nachweisbar ist (Abb. 221 S. 279), das sich durch Zweiteilung vermehrt und an die Pole dieser Kappen rückt, die dadurch zu kleinen Centralspindelanlagen werden, so ist das für die sichere Homologisierung der Polkappen der Infusorien mit den Centrosomen der Metazoenzelle wertvoll. Wenn wir dagegen in anderen ähnlichen Polkappengebilden der Protozoen keine Centriole nachweisen können, so kann uns das aber nicht an ihrer Homologisierung mit den Teilungscentren der Metazoen irremachen, zumal (z. B. bei Infusorien, Haplosporidium) ihre Permanenz und kontinuierliche Übertragung von Zelle zu Zelle durch Zweiteilung feststeht. Aus dieser Anschauung heraus darf man aber auch wohl ohne weiteres die Polkappen, wie sie z. B. bei der Mitose von *Actinophrys* und *Actinosphaerium* auftreten, denen der Infusorien, Haplosporidien und somit auch den Centrosomen der Metazoen gleichsetzen. Es fragt sich nur, ob auch hier die Permanenz und die Zweiteilung der Strukturen wenigstens wahrscheinlich gemacht werden kann. Diese Kappen treten bei *Actinophrys* (Abb. 244) in den Prophasen an den gegenüberliegenden Polen auf. Der genauere Verfolg ihrer Entstehung zeigt, daß sie aus einer dünnen achromatischen homogenen Schicht hervorgehen, die offenbar die ganze Kernmembran umgibt und an der die Achsenfäden der radiär angeordneten Pseudopodien der Heliozoen außen endigen. Und diese verdichtete, homogene achromatische Substanz sammelt sich nun an zwei Polen an. In der Telophase umwächst aber die Polkappe wiederum als gleichmäßige

achromatische Zone die sich bildenden Tochterkerne. Somit lassen auch diese Bilder eine Teilung und Persistenz der Strukturen als wahrscheinlich erscheinen, zumal zwischen echten Centren und dem eben geschilderten Verhalten die verschiedenartigsten Übergänge vorkommen.

Aus diesen Tatsachen darf man wohl mit großer Wahrscheinlichkeit den Schluß ziehen, daß die gleichen Verhältnisse auch für die Pflanzenzelle gelten, bei der wir ähnliche Bildungen bei der Mitose sahen. Für die Zellen der höheren Pflanzen wird zwar fast allgemein bis auf die

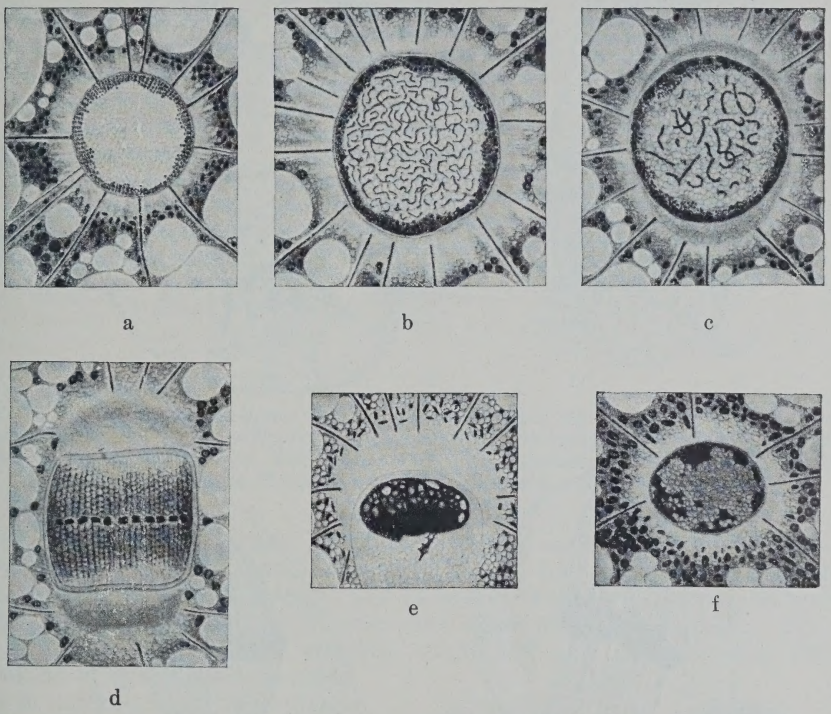


Abb. 244. *Actinophrys sol.* Kernteilung. Nur der Kern und die umgebende Plasmapartie gezeichnet. a Ruhekern; b frühe, c späte Prophase; Auftreten der Polkappen (Centrosphären), Zusammenfließen der Nukleolarkörnchen; d beginnende Anaphase, Höhepunkt der „Dispersion" der Nukleolarsubstanz; e Beginn der Rekonstruktion, Schwund der alten Kernmembran, „Entmischung" von Chromatin und Nukleolarsubstanz, f nahezu vollendete Rekonstruktion, Schwund der Centrosphäre. Vergr. ca. 1500fach. Nach Bělař 1922.

heutige Zeit das Vorkommen von Teilungscentren geleugnet; man nimmt meist an, daß die ganze Spindelfigur in den Prophasen aus einer vielpoligen Anlage entstände (Abb. 245). Neuerdings hat jedoch Devisé nachgewiesen, daß die vielpoligen Spindelfiguren Kunstprodukte sind, hervorgerufen durch die gerade bei Pflanzenzellen so schwierige Fixierung, während in einwandfrei fixiertem Material Bilder zutage treten, wie sie unsere obige Abbildung von der Mitose der Zwiebelwurzel zeigt, die ihrerseits wieder eine Ähnlichkeit mit den Teilungscentren der Heliozoen aufweist. Die Angaben über das Vorkommen derartiger Polkappen bei den Mitosen der Cormophyten mehren sich vielfach in neuerer Zeit.

Nun gibt es aber fraglos bei manchen Protozoen breitpolige, fast parallelfaserige intranukleäre Teilungsspindeln, an deren Polen mit unseren Hilfsmitteln keine weiteren Strukturen aufzufinden sind

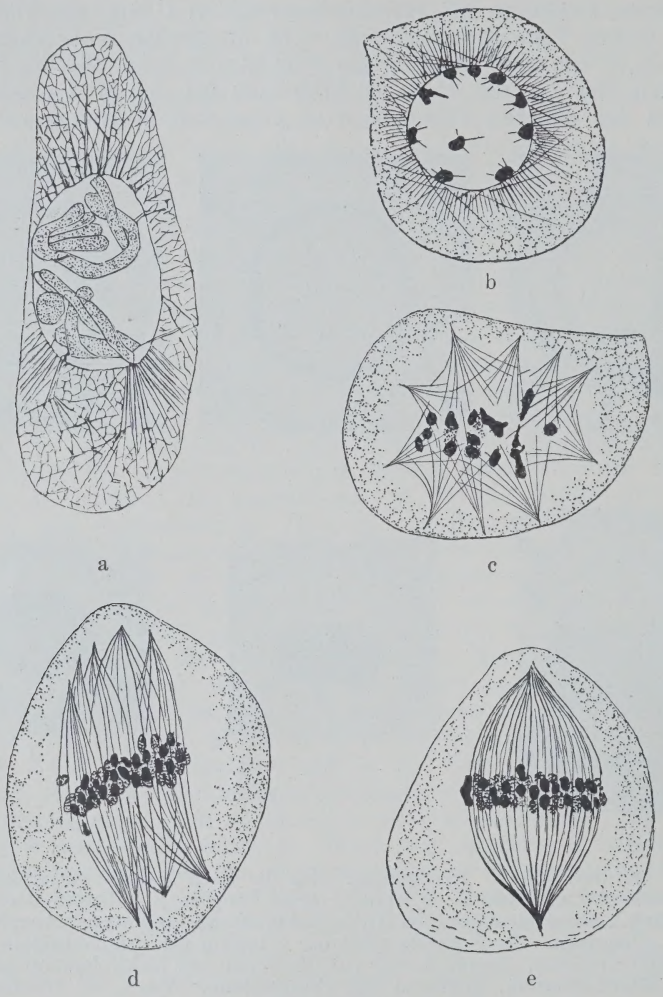


Abb. 245. Reifungsmitosen[1]) von *Lilium* (a) und *Equisetum* (b—e). a und b Auftreten verschiedener Strahlungen im wabigen Protoplasma, c multipolare Spindel, die sich allmählich (d, e) in eine regelmäßige bipolare (e) umwandeln soll. a nach Mottier, b—e Osterhout aus Gurwitsch.

(Abb. 246). Aber selbst für diese Kernteilungstypen kann man zeigen, daß irgend etwas Individualisiertes nicht nur in der generativen Komponente, den Chromosomen, sondern auch in der Teilungskomponente vorhanden ist. Infolge sogenannter Plasmogamie kann es bei diesen

1) Die vielpoligen Mitosen der Pflanzen sind meist aus den Reifeteilungen beschrieben, während die übrigen Zellen derselben Pflanze sie sonst nicht zeigen. Bekanntlich sind aber gerade die Stadien der Reifeteilung der Pflanzen am schwersten einwandfrei zu fixieren.

Thecamöben zur Verschmelzung von zwei und mehr Zellen samt ihren Kernen kommen. Die so entstandenen Riesentiere vermögen sich aber unter gewissen Bedingungen wiederum durch Zweiteilung zu teilen, wobei

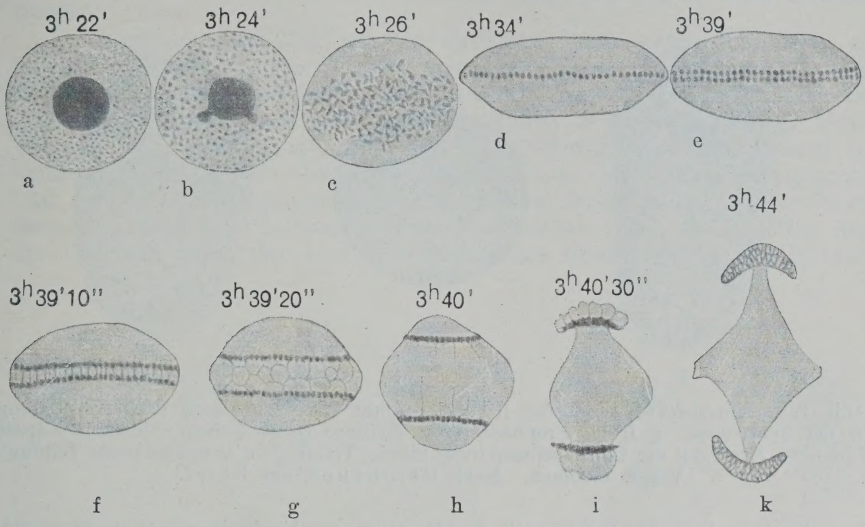


Abb. 246. *Pamphagus hyalinus.* Kernteilung in continuo am lebenden Tier beobachtet. (Zeitangaben über jeder Teilfigur). a—b Prophase, c Übergang zur Metaphase, d Metaphase, f—l Anaphase, o—x Telophase. Die Helligkeitsunterschiede sind durch die Reproduktion stark übertrieben. Vergr. 1150fach. Nach Bělař 1921.

auch der mehrwertige, aus der Verschmelzung mehrerer Kerne entstandene große Kern sich durch Mitose teilt. Die hier auftretende Spindelfigur zeigt aber eine Anlage aus mehreren Teilspindeln entsprechend der Zusammensetzung des Kernes aus mehreren Kernen (Abb. 247). Daraus kann, wie schon erwähnt, auch hier auf irgendwelche Polstrukturen geschlossen werden, die in irgendwelcher individualisierter Form in dem Kern vorhanden sind.

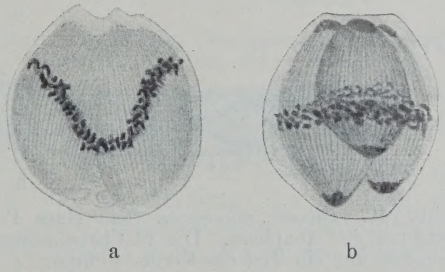


Abb. 247. *Chlamydophrys Schaudinni.* Teilungsfiguren von Kernen, die aus mehreren Kernen verschmolzen sind. a zwei-, b dreiteilige Spindel. Vergr. 1950fach. Nach Bělař 1921.

Das geschlossene einheitliche Bild, das sich trotz der verschiedenen Modi der Teilungscentren der Zelle resp. Kerne immerhin entwerfen ließ, zeigt eine Unvollständigkeit insofern, daß mitotische Kernteilungen, wenn auch selten, beobachtet worden sind, bei denen überhaupt keine Spur von achromatischen Teilungsstrukturen, weder Spindeln noch Centren, zu erkennen war. Das ist z. B. der Fall bei den Reduktionsteilungen des Coccids *Karyolysus* nach Reichenow (Abb. 248); und Navaschin hat schon vor Jahren einen derartigen Fall bei der

Teilung der Pollenkerne von *Lilium martagon* beschrieben (Abb. 249). Bei der großen Seltenheit der negativen Befunde liegt es nahe, auch hier strukturelle Elemente anzunehmen, die nur für uns z. T. morphologisch noch nicht erkennbar sind.

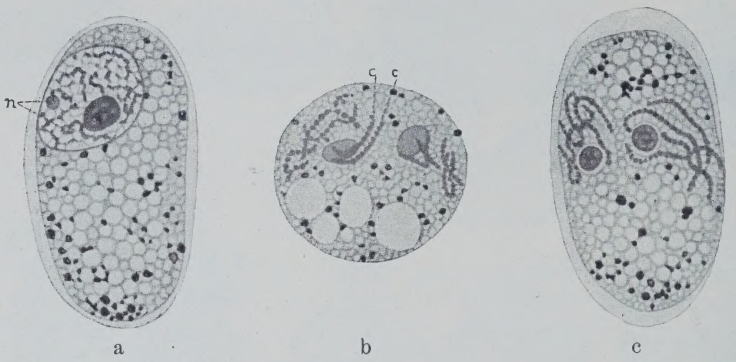


Abb. 248. *Karyolysus biretortus* (a und c) und *K. bicapsulatus* (b). Kernteilung in der Sporocyste. a frühe Prophase (erste Teilung) (*n* = Nebennukleolen), b späte Prophase, Spaltung der Chromosomen (c, c) (zweite Teilung); c Anaphase (erste Teilung). Vergr. 1800fach. Nach Reichenow aus Bělař.

Während so die Lehre von der Permanenz der Teilungscentren durch die neueren Untersuchungen an Pflanzen- und Protistenzellen, denen früher meist allgemein Centren abgesprochen wurden, neue Stützen erhielt und auch die Allgemeinheit ihres Vorkommens heute mit größerer Wahrscheinlichkeit behauptet werden kann, sind ihr von anderer Seite durch

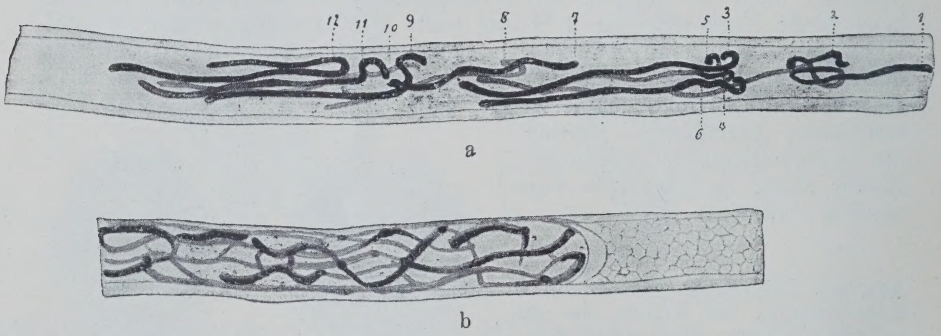


Abb. 249. *Lilium martagon.* Teil eines Pollenschlauches. Der generative Kern im Stadium der Anaphase. Die 12 Chromosomen hintereinander gelagert. b Teilung fast beendet, nur ein Teil des Kernes sichtbar. a Vergr. 1000fach, b Vergr. 1700fach. Nach S. Navašchin aus Tischler.

die Studien über künstliche Parthenogenese tierischer Eier schwere Einwände entstanden, so daß die heutige Ansicht der Biologen in der Regel dahin geht, daß die Centren auch de novo entstehen können. Durch Behandlung unbefruchteter Eier mit den verschiedensten Mitteln, wie sie zur Auslösung künstlicher Parthenogenese angewandt werden (Kohlensäure, Fettsäuren, hypertonische Lösungen usw.) erhält man nämlich eine Menge von Strahlungsfiguren, Cytastern, die so rasch auf-

treten, daß viele Forscher glauben, sie könnten nicht durch fortgesetzte Teilungen des Eizentrums entstanden sein (Abb. 250). Sie erblicken in diesen Versuchen daher einen experimentellen Beweis dafür, daß Teilungscentren auch völlig neu im Protoplasma ausgelöst und gebildet werden können.

Aber so eindeutig ist die Sachlage keineswegs, und eine genauere Analyse, wie sie beispielsweise Buchner an dem mit Kohlensäure behandelten Seesternei durchgeführt hat, erweckt schwere Bedenken gegen diese an sich ja naheliegenden Schlußfolgerungen. Schon Wasieleff hat gezeigt, daß bei mit Nikotin oder Magnesium behandelten Seeigeleiern die Spindeln ganz aus dem Kern hervorgehen, und speziell bei Magnesiumbehandlung von Anfang an an der Kernmembran kräftige Plasmastrahlungen auftreten (Abb. 251). Hier liegt der Gedanke nahe, daß es sich nur um eine Reaktivierung des latenten

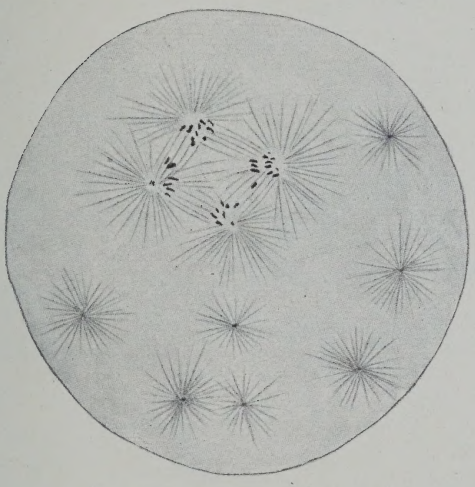


Fig. 250.

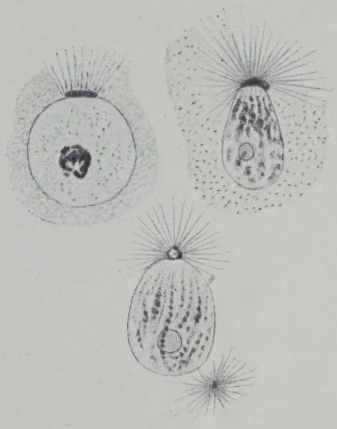


Fig. 251.

Abb. 250. Künstlich erzeugte Astrosphären im Ei von *Strongylocentrotus* (Seeigel) unter dem Einfluß von $MgCl_2$. Nach Wilson aus Gurwitsch.

Abb. 251. Neubildung des Centrosoms im Ei von *Strongylocentrotus* (Seeigel) unter dem Einfluß einer $MgCl_2$-Lösung. Nach Wilson aus Gurwitsch.

Eicentrosoms handele, und Buchner hat direkt bei Seesterneiern, die mit Kohlensäure behandelt waren, die Abstammung der Centren der Furchungsteilung von denen der letzten Reifeteilungen wahrscheinlich gemacht. (Allerdings sollen sie auch unter Umständen in den Zwischenstadien fehlen können.) Das oben hervorgehobene rasche Auftreten zahlreicher Strahlungen speziell im Echinodermen- und Molluskenei (Wilson, Kostanetzky) verliert aber auch nach den Untersuchungen von Buchner seine Bedeutung als Beweis für die völlige Neuentstehung der Centren im Protoplasma. Nach Kohlensäurebehandlung des Seesterneies treten nämlich sehr häufig Bilder von abnormen vielpoligen Mitosen auf, von deren Polen einige sekundäre Sphären nach der Centrenteilung abgetrennt werden (Abb. 252). Dieser Knospungsprozeß kann aber rasch weiterschreiten, bis schließlich das ganze Zellplasma von

Cytastern erfüllt ist (Abb. 253). Da aber die ersten vielpoligen Figuren auf eine verfrühte Teilung der Centren der zweiten Reifungsteilung zurückgehen, so ist auch hier die Permanenz der Centren erwiesen.

Noch nicht aufgeklärt sind aber durch diese Feststellungen die Befunde von Wilson und Kostanetzky, wonach die reiche Neuentstehung von Centren auch in kernlosen Eifragmenten ausgelöst werden, ein der Kernmembran anhaftendes Eicentrosom also nicht für die Neubildung in Frage kommen könne. Aber für *Cerebratulus* hat Wilson selbst angegeben, daß der Versuch nur gelingt nach der im Seewasser erfolgenden Auflösung des Eikerns zur Reifeteilung, und die nachgelassene Arbeit von Boveri über die Befruchtung von scheinbar kernlosen Eifragmenten hat gezeigt, daß auch diese letzten noch

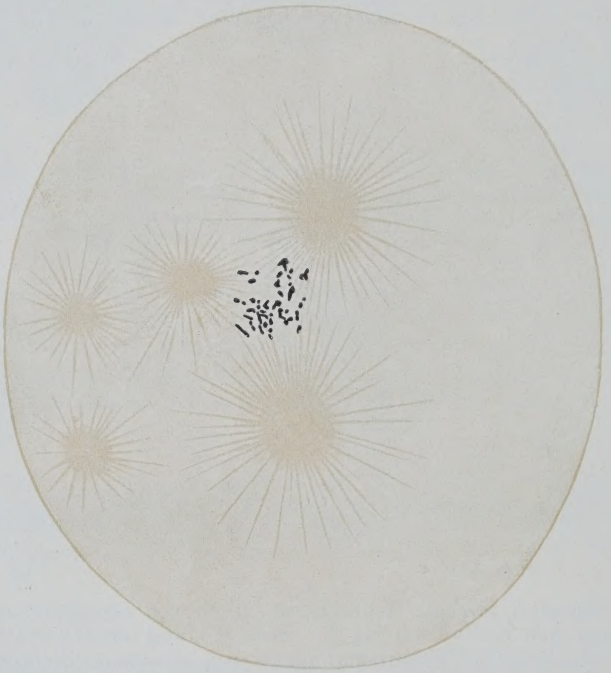


Abb. 252. Vielpolige Spindel in einem mit CO_2 behandelten Ei von *Asterias glacialis* (Seestern). Nach Buchner.

Kernreste enthalten können. So scheinen uns auch diese Fälle nicht das zu beweisen, was die Mehrzahl der Biologen aus ihnen folgert, daß nämlich durch die Parthenogenese anregenden Mittel Teilungscentren de novo im Plasma ausgelöst werden; ja man kann sogar umgekehrt daraus den Schluß ziehen, daß die angewandten Mittel die vorhandenen Eicentren zu erneuter Aktivität und reichlicher Vermehrung anreizen, und daß gerade darin wohl zum großen Teil ihre Wirkung beruhe, auch die Parthenogenese anzuregen.

Diese Auffassung erhält eine weitere Stütze durch das Verhalten der Eicentrosomen bei natürlicher Parthenogenese, da hier das Eicentrosom nach der Reifeteilung erhalten bleibt. Ein besonders instruktives Beispiel stellt die Reifeteilung mancher Ostracodeneier dar. Nach

Müller-Calé trennt sich hier von dem stark rückgebildeten inneren Pol der Reifungsspindel ein sekundäres Centrosom ab, das in die Eimitte rückt und sich teilt. Zwischen die geteilten Eicentren rückt dann später der Eikern ein (Abb. 254).

Wir haben hier auf die Frage der Permanenz und des allgemeinen Vorkommens der Centren einen großen Wert gelegt, weil ihr Verhalten bei der Kernteilung den Gedanken nahe legt, daß ihnen für die Ausbildung und den Verlauf des Teilungsapparates die ausschlaggebende Rolle zukommt.

2. Amitose.

Die Amitose oder Kernzerschnürung hat man lange Zeit, vielfach bis heute, als einen der Mitose gleichwertigen Kernteilungsvorgang an-

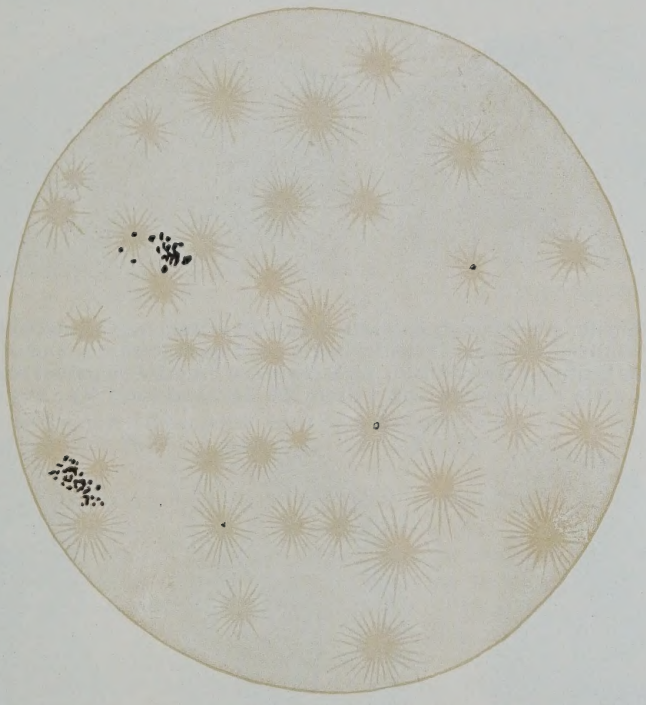


Abb. 253. De novo entstandene Centren in einem mit Kohlensäure behandelten Ei von *Asterias glacialis* (Seestern). Nach Buchner.

gesehen, der besonders bei niederen Organismen, Protisten, weit verbreitet sein soll. Heute ist jedoch die Sachlage so, daß wir nur ganz wenige Kernteilungen mit wirklicher Sicherheit als amitotisch ansprechen dürfen. Fast alle sogenannten Amitosen der Protisten haben sich in Wirklichkeit als Stadien einer verkappten Mitose erwiesen, und nur für die Makronuklei der Infusorien ist eine Amitose mit Sicherheit festgestellt (Abb. 255).

Abgesehen von diesem einzigen Fall bei Protozoen, der aber seine Ausnahmestellung dadurch verliert, daß die Makronuklei der Infusorien rein somatische Kerne sind, die nach jeder Befruchtung von neuem

von den Mikronuklei aus gebildet werden, sind amitotische Kernteilungen bei Gewebszellen höherer Tiere und Pflanzen sehr häufig beschrieben worden. Bei einem großen Teil dieser amitotischen Kernteilungen höherer Tiere und Pflanzen handelt es sich aber gar nicht um Kern-

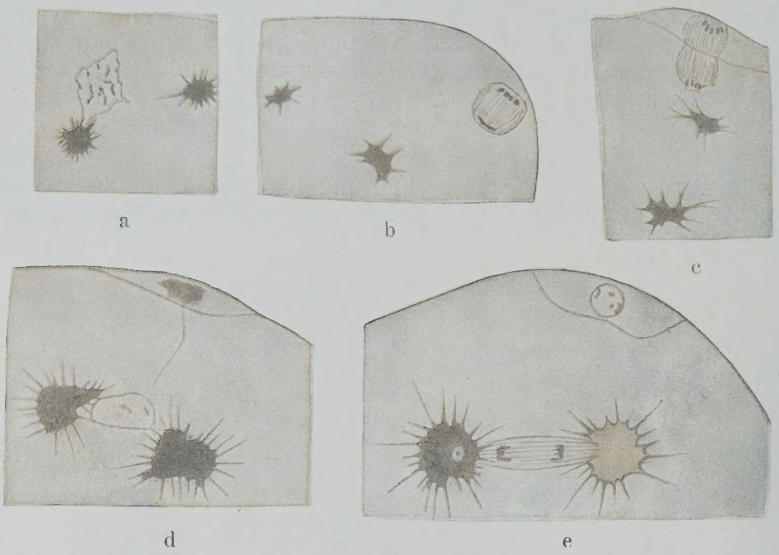


Abb. 254. Eireifung eines parthenogenetisch sich entwickelnden Ostrakodeneies (*Cypris*). a Geteilte Centren, die eine Teilhälfte noch am Oocytenkern; b und c erste Reifeteilung (ohne Centren); d der Eikern rückt zwischen die erhalten gebliebenen Eicentren; e erste Furchungsteilung. Nach Müller-Calé aus Buchner.

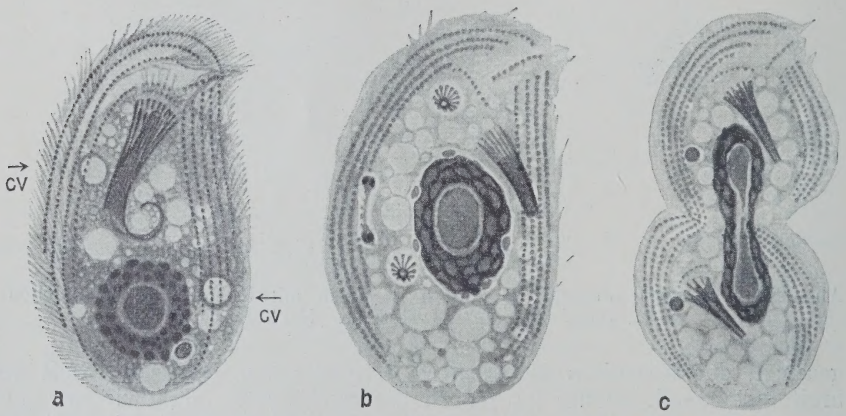


Abb. 255. Amitotische Teilung des Makronukleus von *Chilidon uncinatus*. Aus Hartmann.

teilungen, sondern um Kernfragmentationen. Es finden sich nämlich die ungeteilten Centren in Form von Diplosomen häufig zwischen den beiden scheinbaren Tochterkernen, und bei der darauffolgenden wirklichen Zellteilung zeigt es sich, daß es sich nur um eine Fragmentation des Kernes in einzelne Teile (Karyomeren), gewissermaßen um eine

Vergrößerung der Kernoberfläche gehandelt hat (Abb. 256); die eigentliche Kernteilung erfolgt nämlich unter dem Bild einer typischen Mitose, wobei zwei oder mehr Kernstücke zwar selbständig Chromosomen ausbilden, dieselben aber nur in eine einzige Kernteilungsfigur eintreten.

Trotzdem darf man wohl mit Sicherheit annehmen, daß auch echte amitotische Kern- und Zellteilungen in Gewebszellen vorkommen können (z. B. Abb. 257), handelt es sich doch auch bei ihnen nicht um totipotente Zellen, die wie embryonale Zellen oder die meristematischen der Pflanzen

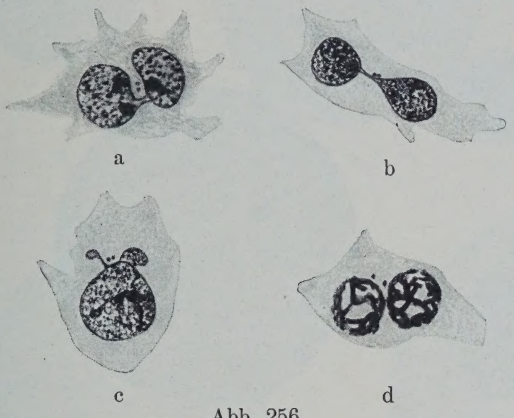


Abb. 256.

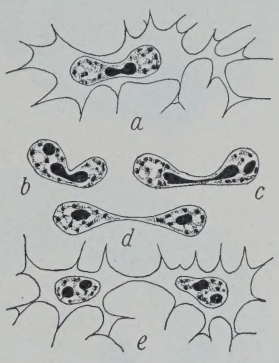


Abb. 257.

Abb. 256. Scheinbare Amitose des Kerns in Mesenchymzellen aus dem Mesenterium eines Kaninchenembryos. a Cytocentren an der Durchschnürungsstelle; c Kernknospung; d zwei so entstandene Kerne im Prophasestadium, die Diplosomen (Centren) zwischen ihnen. Nach Maximow aus Brüel.

Abb. 257. Amitose von Sehnenzellen einer neugeborenen Maus. b—d nur die Kerne dargestellt, e Zelldurchschnürung. Nach Novikoff aus Brüel.

alle Gewebszellen wieder erzeugen können, sondern um Somazellen, die nach jeder Befruchtung von den generativen Zellen aus neu gebildet werden. Ein sicherer Nachweis der amitotischen Zellteilungen fehlt aber meist. Jedenfalls hat sich der Standpunkt in der Beurteilung des Verhältnisses von Amitose zu Mitose völlig gewandelt. Während man früher unbedenklich jede Kernzerschnürung ohne weiteres als Stadium einer amitotischen Zellvermehrung betrachtete, muß heute jede Schilderung einer derartigen Zellvermehrung, falls sie nicht wirklich einwandfrei aufgezeigt werden kann, mit der größten Skepsis betrachtet werden.

3. Multiple Kernteilung. Polyenergide Kerne.

Als verwandt mit einer amitotischen Kernteilung hat man früher auch die Aufteilung der großen Kerne mancher Radiolarien und Foraminiferien betrachtet, die entweder mit einem Schlage in Hunderte von Tochterkernen zerfallen (daher der Name multiple Kernteilung), oder die durch mehrmalige Knospung nach und nach einer größeren Anzahl von Tochterkernen die Entstehung geben. Die genauere Analyse hat auch hier gezeigt, daß es sich um Vorgänge handelt, die nicht mit der Amitose, sondern mit der Mitose in Parallele zu stellen sind. Es liegen hier nämlich nicht einwertige Kerne vor, die nur je einmal (oder zweimal) ihre generative und lokomotorische Komponente enthalten, son-

dern es sind vielwertige, polyenergide Kerne, die dadurch zustande kommen, daß Centronuclei innerhalb der erhaltenbleibenden Kernmembran sich fortgesetzt durch bipolare mitotische Zweiteilung geteilt haben und nun im Ruhezustand einen scheinbar einheitlichen Kern vortäuschen. Wie es polyenergide Zellen gibt (siehe S. 26), so gibt es auch polyenergide Kerne; denn daß viele Kerne in einem von einer Membran umschlossenen, scheinbar einheitlichen Gerüst vereinigt sind, ist nebensächlich. Das Wichtigste ist, daß durch fortgesetzte mitotische Zweiteilungen der beiden Komponenten die großen vielwertigen Kerne zustande gekommen sind.

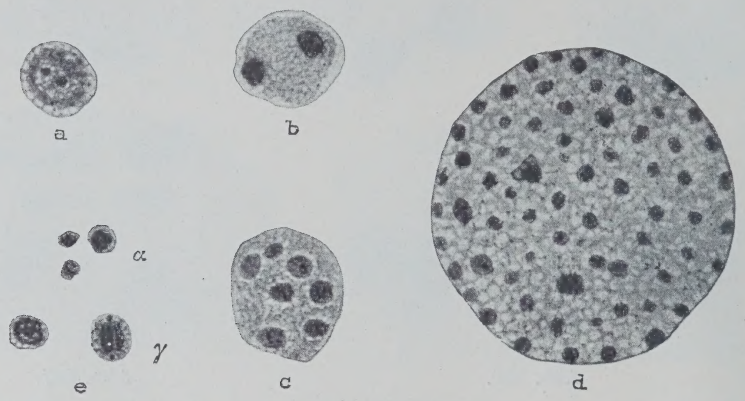


Abb. 258. *Wagnerella borealis*. a „Primärkern", b, c Vermehrung der Karyosome (= Sekundärkerne), d polyenergider Kern kurz vor dem Zerfall, e Sekundärkerne kurz nach dem Primärkernzerfall in verschiedenen Wachstumsstadien. Vergr. 1300fach. Nach Zuelzer aus Hartmann.

Einen verhältnismäßig einfachen Fall eines Polycaryons finden wir bei der Heliozoe *Wagnerella* (Abb. 258). Hier teilt sich im Inneren des Primärkernes das mit einem intranukleären Centrum (?) ausgestattete Caryosom fortgesetzt durch Zweiteilung innerhalb der Kernmembran. Die auf diese Weise entstehenden Sekundärkerne sind durch die Vielheit der Caryosome im Ruhekern kenntlich. Bei der Fortpflanzung zerfällt das ganze Polycaryon entweder simultan in seine Einzelelemente (monoenergide Kerne), oder es treten nur einzelne Sekundärkerne durch Knospung aus ihnen heraus, was den Eindruck von sogenannter Chromidienbildung macht.

Die größte Verbreitung und höchste Ausbildung erlangen die polyenergiden Kerne bei den Radiolarien. Während die Kerne der erwachsenen koloniebildenden Radiolarien einwertige Kerne darstellen, kommen bei jungen Kolonien wenige größere Kerne mit mehrpoligen Mitosen vor, die dadurch zustande kommen, daß eine neue Teilung einsetzt, ehe die vorhergehende zu Ende geführt ist. Auf diese Weise kommt, wenn auch in geringerem Grade und nur für kurze Zeit, ein polyenergider Kern zustande, der jedoch bald wieder in seine Einzelelemente zerlegt wird. Es liegt gewissermaßen ein Übergang von einwertigen zu vielwertigen, polyenergiden Kernen vor. Geringfügige Ansätze zu polyenergiden Kernen haben wir schon oben bei den Sporogonieteilungen des Coccids *Aggregata Eberthi* (s. Abb. 234, S. 291) kennen gelernt.

Die großen einkernigen Radiolarien, Monocytarien, sind nun offen-

bar einer ganzen Kolonie der Polycytarien gleichwertig, was daraus schon ersichtlich ist, daß die Gattung *Thalassophysa* vor der Schwärmerbildung sich in eine Kolonie entsprechend der von Collozoum oder

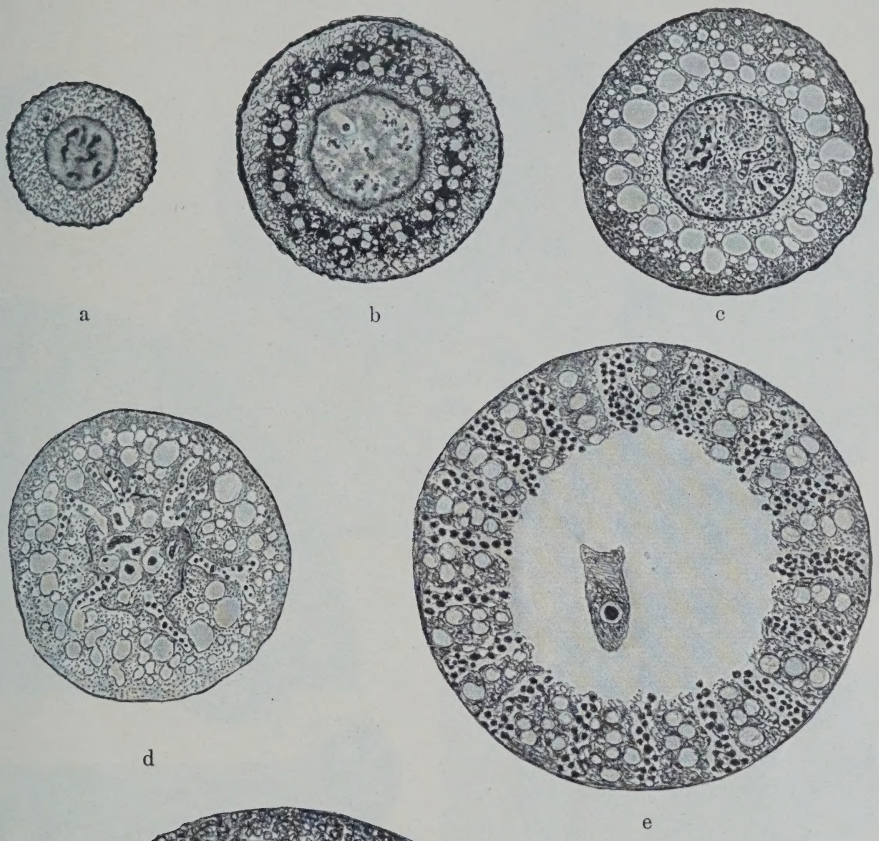


Abb. 259. *Thalassicolla spumida.* „Schlauchkernserie" (Anisosporogenese). Zentralkapseldurchschnitte. a indifferentes Anfangsstadium, b Bildung der Chromatinfäden im Kern, Zerfall des Binnenkörpers, c Anordnung der Chromosomenknäuel zu den Schläuchen, d Auswanderung der Schläuche aus dem Kern, e Ende dieses Prozesses, Degeneration des Primärkerns, f Zentralkapsel nur von Schläuchen erfüllt, Beginn der Anisosporenbildung. Vergr. 90fach. Nach Huth.

Sphaerozoon umwandelt. Bei ihnen ist die Bildung der Polycaryen weitergegangen, und der in der Einzahl vorhandene riesige Kern ein Polycaryon mit vielen (über tausend) Sekundärkernen, die sich oft

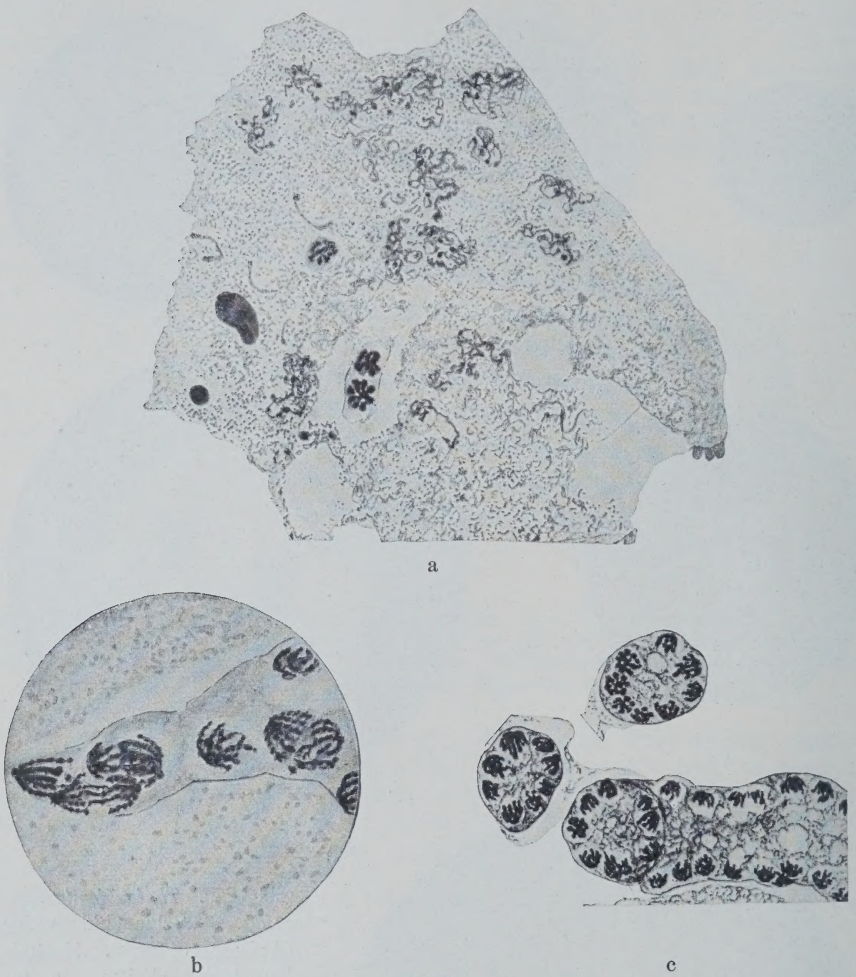


Abb. 260. *Thalassicolla spumida.* Detailbilder der Schlauchkernentwicklung. a Stadium der Chromosomenknäuel (etwas älter als Abb. 259 b), etwas links unterhalb der Mitte ein junges Schlauchstück mit zwei Kernen, b junger (noch im Primärkern liegender) Schlauch mit Mitosestadien (entspricht der Abb. 259 c), c ausgewanderte Schläuche (links und oben im Quer-, rechts im Längsschnitt), Stadium der Abb. 259 d—e. Nach Huth.

in Form von Einzelknäueln darstellen. Das Schicksal dieser Einzelknäuel bei der agamen und gametischen[1]) Vermehrung zeigt deutlich ihre Natur derselben als Sekundärkerne.

1) Die Zugehörigkeit der Gameten zu dem Radiolar wird von manchen Autoren (Chatton) bezweifelt und die betreffenden Stadien als zu einer parasitischen Peridinee gehörig betrachtet. Für die Gametenbildung wäre dann unsere Deutung hinfällig.

Bei der Gametenbildung von *Thalassicolla* finden sich die Sekundärkerne in Form von Einzelknäueln in Schläuchen innerhalb des Primärkernes angeordnet, wo sie sich durch die uns schon bekannte Radiolarien-

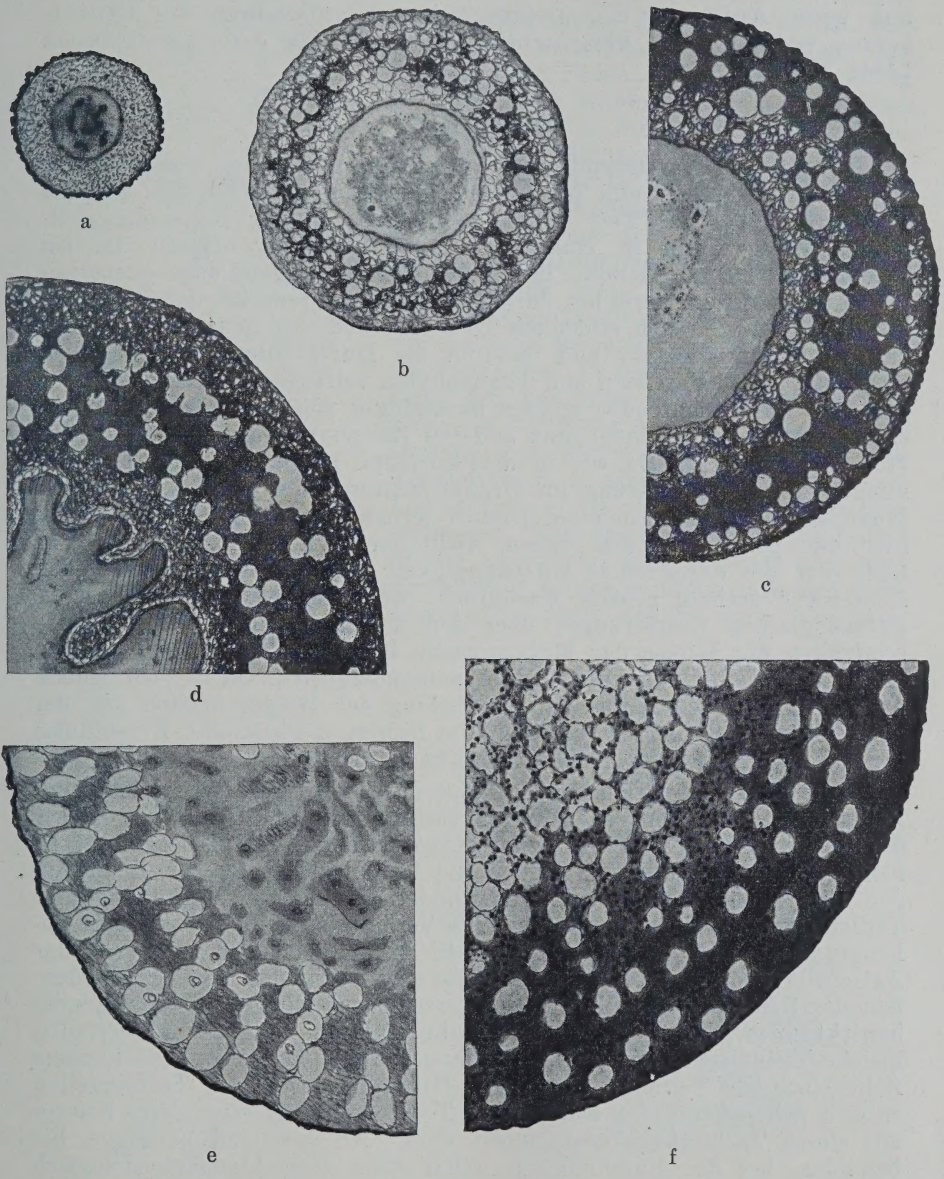


Abb. 261. *Thalassicolla spumida.* Spindelkernserie (Isosporogenese). Zentralkapseldurchschnitte, a indifferentes Anfangsstadium (= Abb. 259a), b Auftreten der chromatinfreien Randzone, = Bildung der Chromatinfadenkugel, c Schwinden der Chromatinfadenkugel, d Auftreten von Randkernen, e Zerfall des Primärkerns, f kurz vor der Sporenbildung, Zentralkapselplasma ganz mit Sekundärkernen durchsetzt. Vergr. 90fach. Nach Huth 1913.

mitose teilen. Später wandern die ganzen Schläuche in das Entoplasma über und vermehren sich hier weiter (Abb. 258 u. 259). Bei der Bildung der agamen Isosporen findet gleichfalls innerhalb des Primärkernes eine rasche Vermehrung der Sekundärkerne durch fortgesetzte Mitosen statt, und unter Auflösung der ursprünglichen Kernmembran des Primärkernes verteilen sich diese schließlich durch das ganze Entoplasma (Abb. 260).

b) Zellteilung.

Die in dem Vorstehenden gegebene Darstellung des Verlaufes der Mitose bei tierischen und pflanzlichen Zellen sowie Protisten hat uns gezeigt, daß bei der Tier- und Pflanzenzelle in der Regel die Zellteilung völlig Hand in Hand mit der Kernteilung erfolgt. In den Telophasen wird die Tierzelle in der Regel in der Gegend der Äquatorialplatte von der Peripherie her durchgeschnürt, während bei der Pflanzenzelle zwischen den sich bildenden Tochterkernen eine neue Zellmembran zur Ausbildung gelangt und dadurch die Durchteilung bewerkstelligt wird. Bei vielen Protisten und Thallophyten vollzieht sich demgegenüber die Zellteilung mehr oder minder unabhängig von der Kernteilung, ja sie kann völlig auf einen ganz anderen Zeitpunkt im Leben der Zelle verschoben werden. Da wir in dem nächsten Kapitel bei der Erscheinungen der Fortpflanzung im Organismenreich die verschiedenartigen Modifikationen des genaueren kennen lernen werden, so brauchen wir hier nur ganz kurz auf diesen wichtigen Punkt hinzuweisen. Wir legen auf die weitgehende Unabhängigkeit der mitotischen Kern- oder Zellteilung deshalb großen Nachdruck, weil bei fast allen bisherigen physiologischen Erörterungen über den Mechanismus der Mitose ausschließlich die Mitose der Metazoenzelle berücksichtigt wurde, bei der Kern- und Zellteilung aufs engste ineinandergreift. Da es sich jedoch bei der mitotischen Kern- und Zellteilung der Metazoenzellen nur um einen Spezialfall handelt, so kann die bisherige allgemeine Einstellung den hier vorliegenden Problemen nicht gerecht werden.

Die Tier- und Pflanzenzelle kann durch die mitotische Kern- und Zellteilung in verschiedener Weise zerteilt werden. Da in der Regel die Teilungsebene senkrecht zum Äquator der Kernspindel steht, so hängt bei längsorientierten Zellen die Teilungsrichtung der Zelle von der Einstellung der Kernteilungsspindel ab. Diese Einstellung der Teilungsspindel wiederum ist von den Verhältnissen im Protoplasma abhängig; so wird sie beim tierischen Ei in weitgehendem Maße von der Art der Anordnung der Dotterelemente usw. bestimmt. Die Verschiedenheit des Plasmas der Zelle und die verschiedene Einstellung der Spindel bewirkt auch, daß in einem Falle die Teilung völlig äqual verläuft, gleiche Teilhälften entstehen, im anderen Falle eine größere und kleinere Zelle (inäquale Teilung), ja daß die Differenz der beiden Tochterzellen so weit gehen kann, daß neben einer Tochterzelle nur eine kleine Knospe mit einem Tochterkern abgeschnürt wird. All dies sind Vorgänge, die besonders bei der Furchung tierischer Eier entwicklungsphysiologisch von Bedeutung sind.

Abweichend von dem normalen Zusammenhang zwischen Zell- und Kernteilung der Zelle der höheren Tiere und Pflanzen kommen auch bei ihnen gelegentlich Fälle vor, die an die Unabhängigkeit von Kern- und Zellteilung der niederen Organismen erinnern. So kommt es im Embryo-

sack mancher Phanerogamen zu rasch aufeinanderfolgenden Mitosen, so daß Hunderte von ziemlich regelmäßig verteilten Kernen im Wandbelag des Protoplasmas sich finden (Abb. 262a). Zwischen den regelmäßig verteilten Kernen bilden sich dann radiäre Fäden aus, die in der Mitte eine Zellplatte entstehen lassen; auf diese Weise kommt es hier simultan mit einem Schlage zur Bildung von Hunderten von Tochterzellen, wobei, wie ersichtlich, der eigentliche Zellteilungsvorgang in auffallender Weise mit der früher geschilderten normalen Zweiteilung einer Pflanzenzelle übereinstimmt (Abb. 262b).

Die superfizielle Furchung der Insekteneier stellt ein Beispiel von Vielzellenbildung bei Tieren dar. Es teilt sich der Furchungskern, der, von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des zentral angehäuften Dotters sich befindet, durch fortgesetzte Kernteilungen in eine größere Anzahl von Tochterkernen, die sich in der Dottermasse zerstreuen. Erst später wandern die Kerne an die Oberfläche und verteilen sich hier gleichmäßig in der protoplasmatischen Rindenschicht. Jetzt erfolgt auch hier eine

a b

Abb. 262. a Protoplasmatischer Wandbelag des Embryosackes von *Fritillaria imperialis* zu Beginn der freien Zellbildung (Vielfachteilung), b desgl. von *Reseda odorata*. Vergr. a 90fach, b 240fach. Nach Strasburger.

simultane Aufteilung der peripheren Protoplasmaschicht in so viele Zellen, als Kerne vorhanden waren, während die große zentrale Dottermasse ungeteilt bleibt.

2. Erscheinungen der Fortpflanzung.

Wie schon erwähnt, ist die Zellteilung das Grundphänomen jeglicher Fortpflanzung. Wenn eine Protistenzelle eine gewisse, nur innerhalb geringer Grenzen schwankende Größe erreicht hat, dann teilt sie sich durch Zwei- oder Vielfachteilung: sie hat sich fortgepflanzt. Das gleiche gilt auch für viele Algen und einfache Pilze. Die höheren Algen und Cormophyten zeigen dagegen diesen einfachen Zusammenhang zwischen Wachstum, Zellteilung und Fortpflanzung nicht. Hier dienen die Zellteilungen zunächst dem Wachstum und der Entwicklung des vielzelligen Individuums selbst. Die Zellteilungen haben hier ihre ursprüngliche Bestimmung zunächst aufgegeben. Nur unter gewissen Bedingungen werden in dem vielzelligen Organismus innere Zustände hervorgebracht, die die Isolierung von Zellen (oder Zellgruppen), die einen ursprünglichen embryonalen Charakter bewahrt haben, ermöglichen und herbeiführen. Hierbei tritt aber, besonders bei höheren Algen und Pilzen, die völlige Übereinstimmung dieser Fortpflanzung durch Einzelzellen (besonders wenn sie nicht mit Sexualität und Befruchtung verbunden ist) mit der einfachen Zellteilung und Zellvermehrung der Protisten und einfacheren Algen und Pilze ohne weiteres zutage. All diesen Fortpflanzungsvorgängen ist eines gemeinsam, die Zellteilung. Andererseits ist die agame (Sporenbildung) wie geschlechtliche Fortpflanzung der höheren Pflanzen (Cormophyten) der dieser Thallophyten homolog. Und das gilt auch von der geschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen. Das Gemeinsame ist, daß hier wie dort die einfache Zweiteilung von Zellen den Grundvorgang der Fortpflanzung ausmacht. Auch bei der Geschlechtszellenbildung der Tiere vollzieht sich der eigentliche Fortpflanzungs- und Vermehrungsvorgang durch Zweiteilungen von Zellen (Oogonien und Spermatogonien), die später aus dem Zellverband austreten. Die Fortpflanzung der höheren vielzelligen Organismen ist somit ebenfalls Zellfortpflanzung, Fortpflanzung durch Einzelzellen, und wir können daher die Gesamtheit dieser Fortpflanzungserscheinungen unter dem Begriffe der Zellfortpflanzung oder Cytogonie zusammenzufassen.

Zur Cytogonie ist also nicht nur die agame Fortpflanzung durch Einzelzellen zu rechnen, Fortpflanzung durch Agameten oder Sporen (Sporenbildung, wie sie bei niederen Pflanzen meist genannt wird), sondern auch die sogenannte geschlechtliche Fortpflanzung, die Fortpflanzung durch Gameten. In diesem Falle hat sich eine Cytogonie mit Sexualität und Befruchtung kombiniert. (Wie wir schon angedeutet haben, sind Fortpflanzung und Befruchtung an sich aber zwei verschiedene Prozesse.) Die geschlechtliche Fortpflanzung der höheren Tiere und Pflanzen, die besonders bei den ersten fast die ausschließliche Art der Fortpflanzung darstellt, ist, wie schon betont, nur eine Modifikation der Zellfortpflanzung der Protisten und aus der gametischen resp. agamen Fortpflanzung der Einzelligen phylogenetisch entstanden. Dadurch, daß die Befruchtung der Geschlechtszellen oder Gameten unterbleibt oder nur die des einen Geschlechtes, und zwar in diesem Falle des weiblichen, zur Ausbildung gelangen und die Gameten

sich ohne Befruchtung entwickeln resp. dasselbe Schicksal haben wie sonst die Zygoten, kann die geschlechtliche Fortpflanzung sekundär wieder rückgebildet sein. Man nennt diese rückgebildete geschlechtliche Zellfortpflanzung Parthogenese oder Jungfernerzeugung.

Dagegen unterscheidet sich die sogenannte ungeschlechtliche Fortpflanzung durch vielzellige Fortpflanzungsprodukte der Metazoen sowie die vieler höherer Pflanzen, prinzipiell von jeder Art der Cytogonie, dadurch, daß ganze Zellgruppen, die vielfach zu Organen differenziert sind, sich vom Elternorganismus loslösen. Sie ist eine Neuerwerbung der verschiedenen Organismengruppen und wird daher besser nicht wie früher als ungeschlechtliche, sondern als vegetative bezeichnet und der eigentlichen Zellfortpflanzung gegenübergestellt.

a) Cytogonie.

1. Agamogonie.

Obwohl die geschlechtliche Fortpflanzung als solche sich prinzipiell von der agamen Cytogonie oder Agamogonie nicht unterscheidet, wollen wir doch zunächst einmal die Erscheinungen der letzten schildern. Sie vollzieht sich im einfachsten Falle durch einfache Zweiteilung, wodurch zwei annähernd gleiche Teilprodukte gebildet werden. Wenn das sich vermehrende Zellindividuum als solches fast ganz erhalten bleibt und nur ein kleinerer Teil abgeschnürt wird, so nennt man dies Knospung. Sie stellt nur eine Modifikation einer einfachen Zweiteilung dar. Um eine tiefgreifendere Modifikation handelt es sich bei der Vielfachteilung oder multiplen Teilung, bei der die Elternzelle in viele kleine Zellen aufgeteilt wird.

α) Zweiteilung.

Das Grundphänomen aller Fortpflanzungsvorgänge ist die Zweiteilung einer monoenergiden Zelle. Gewöhnlich folgt jede Zellteilung der Kernteilung direkt nach, ja sie kann schon vor beendeter Kernteilung beginnen. Bei nackten Protozoen wie Amöben verläuft die Zellteilung, einfach quer zur Achse der Kernspindel, und zwar manchmal noch während des letzten Stadiums der Kernteilung, so daß die Zellteilung in unmittelbarer Beziehung zur Kernteilung steht (Abb. 263). In anderen Fällen fehlt die direkte Beziehung der Kernteilung zur Fortpflanzung. Die geteilten Kerne können durch Strömungen im Plasma verschoben werden, und die Zelldurchschnürung scheint dann an einer beliebigen (?) Stelle zwischen den beiden Tochterkernen durchgeführt zu werden.

Protozoen von bestimmter monaxoner Form mit komplizierten Organellen teilen sich meist in ganz bestimmter Weise. So vollzieht sich die Zweiteilung bei fast allen Flagellaten durch Längsteilung, bei den Ciliaten durch Querteilung. Die Desmidiaceen und Zygnemaceen teilen sich quer, die Diatomeen längs.

Die Längsteilung der Flagellaten scheint durch eine, wenn auch meist nicht sichtbare Orientierung des Plasmas, von der wohl auch die Anordnung der Geißeln in der Längsachse abhängt, bedingt zu sein. Die Kernteilungsfigur steht in vielen Fällen quer zur Längsachse (Abb. 264); doch nimmt sie auch häufig, besonders bei schmalen Formen (vielleicht aus Raummangel), eine schiefe, ja eine Längsstellung ein,

steht also parallel zur Teilungsebene. In letztem Fall, z. B. bei Trypanosomen werden die Kerne nachträglich während der Zellteilung in entgegengesetzter Richtung quer resp. schief zur Längsachse verschoben und den beiden Tochtertieren zugeteilt, im ersten setzt die Zellteilung von vornherein senkrecht zur Kernspindel ein (Abb. 264). Also auch hier besteht, ähnlich wie bei den Rhizopoden, teils eine feste Beziehung

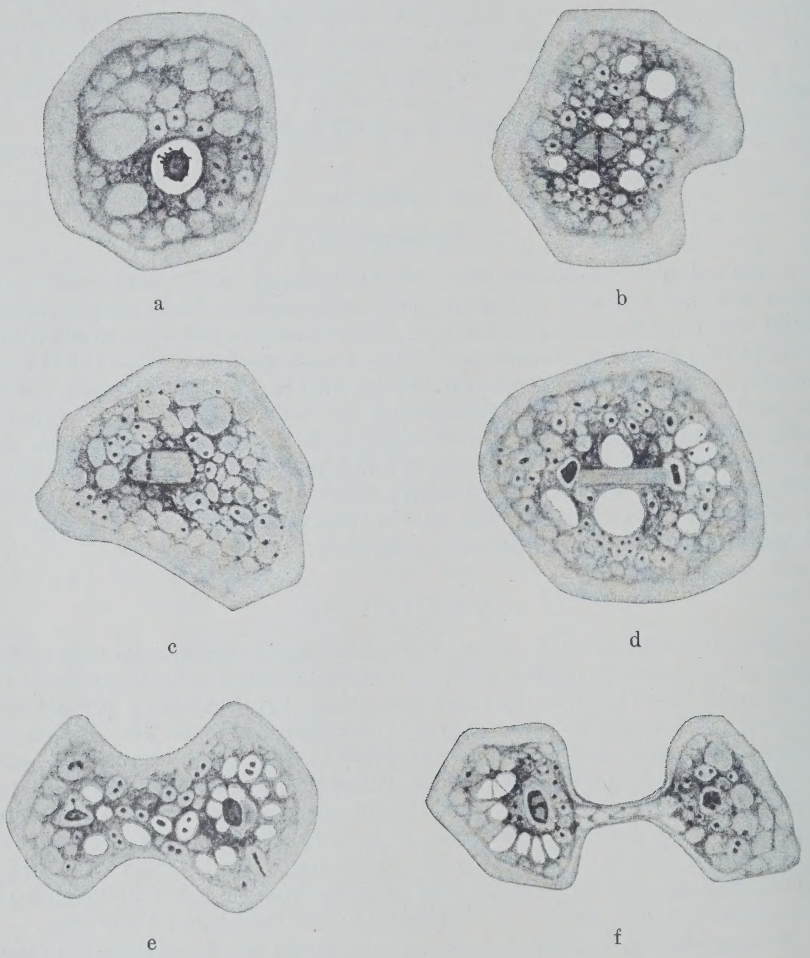


Abb. 263. Zweiteilung von *Hartmanella hyalina* Dang. Die Zellteilung erfolgt senkrecht zur Kernteilungsachse. Vergr. 1600fach. Nach Hartmann u. Chagas 1905.

von Kern- zu Teilungsachse, teils eine größere oder geringere Unabhängigkeit zwischen beiden. Die wichtigsten Organellen der Flagellaten, die Geißeln, werden vielfach abgeworfen, oft auch die Basalkörperchen eingeschmolzen und von den Centren wieder neu gebildet. In den meisten Fällen teilen sich jedoch die Basalkörper selbständig, ja sie scheinen die ganzen Teilungsvorgänge einzuleiten; die alten Geißeln

werden von einem Tochtertier übernommen oder auf beide regelmäßig oder unregelmäßig verteilt und die fehlenden neu gebildet.

Bei den pennaten Diatomeen und konjugaten Algen setzt die Zellteilung stets während der Kernteilung, senkrecht zur Kernteilungsachse ein. Bei *Surirella* (Abb. 265) rückt dabei der Kern zunächst an das breitere Ende der Zelle. Während der Anaphase der Kernteilung wird vom hinteren schmalen Ende aus eine plasmatische Platte ausgebildet, aus der dann die Zellwand entsteht. Während an den zunächst glatten Zellwänden die charakteristischen Schalenstrukturen herausmodelliert werden, sind die Tochterkerne vollends voneinander getrennt worden, und

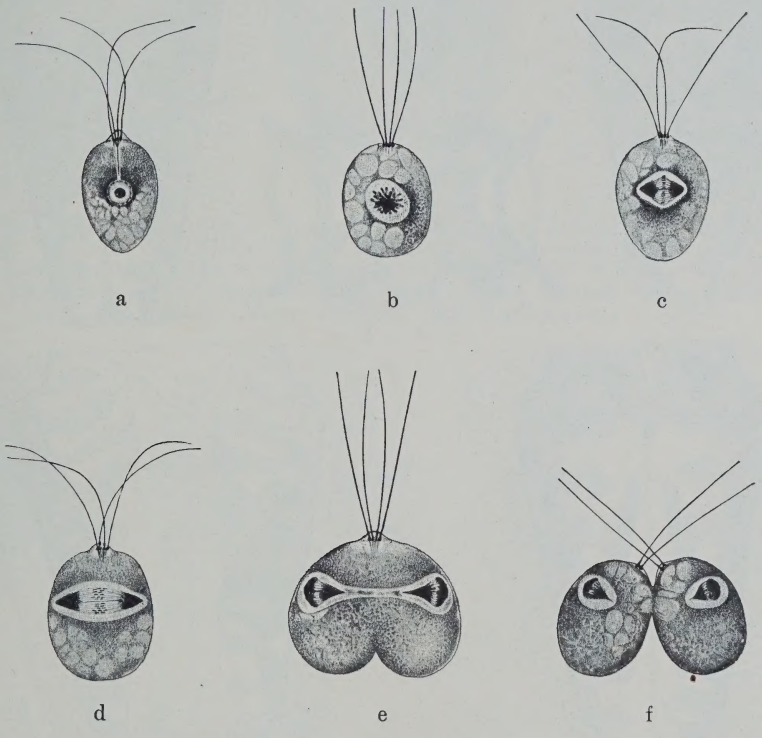


Abb. 264. Längsteilung von *Polytomella agilis* Arag. Die Zellteilung erfolgt senkrecht zur Kernteilungsachse. Nach Aragâo.

jeder der beiden nun wieder in die Mitte der Zelle gerückt. Die eine der alten Schalenhälften wird also von einem Tochtertier übernommen, während die andere nach der Teilung neu gebildet wird.

Die Querteilung der Infusorien kann eigentlich bei strenger Anwendung des Begriffes nicht zur cytogenen Fortpflanzung gerechnet werden, da die Infusorien keine monoenergide, sondern polyenergide Zellen sind, indem sie mindestens zwei Kerne, einen somatischen Makronukleus und einen generativen Mikronukleus, besitzen. Hier ist aber in der ganzen Klasse, selbst bei vielkernigen Formen der zweite Akt der Fortpflanzung, die Zellteilung, so gleichmäßig ausgebildet, daß sie

als der beherrschende Zug bei der Vermehrung der Infusorien und als gleichwertiger, homologer Vorgang erscheint. Da ferner die Mehrzahl der Formen infolge der Arbeitsteilung in einen somatischen Makronukleus und einen generativen Mikronukleus nur eine vollwertige Zelle vorstellt, so empfiehlt es sich doch, sie an dieser Stelle im Zusammenhang mit

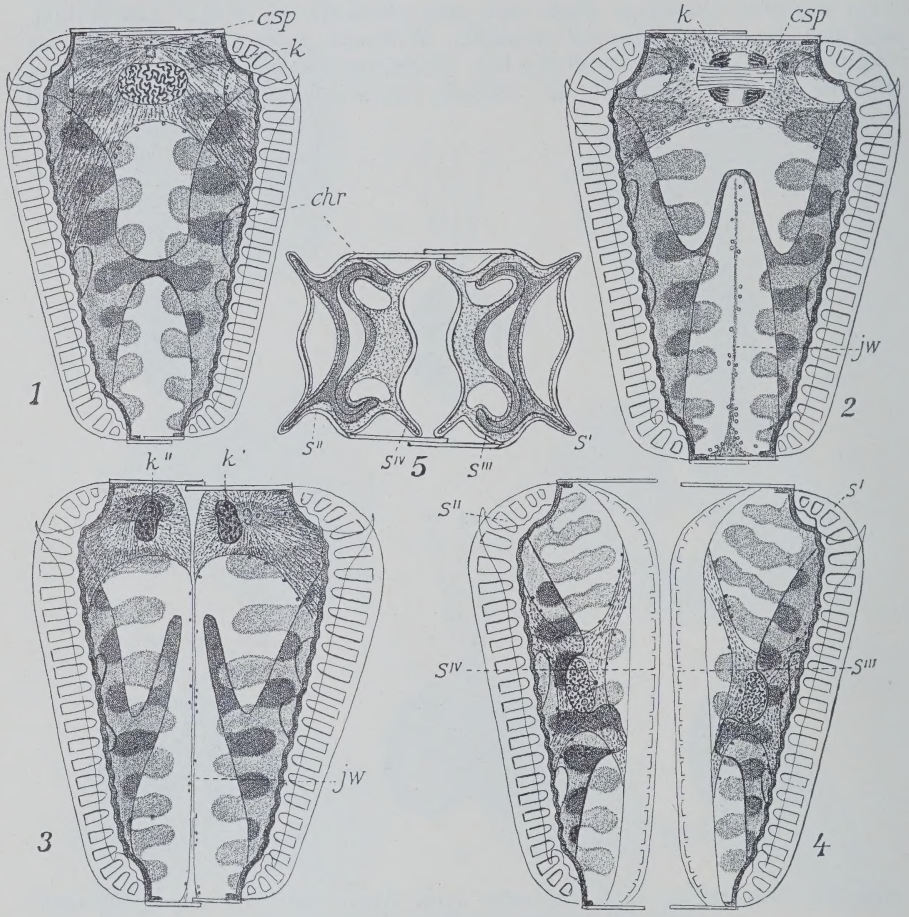


Abb. 265. Die Zellteilung der Diatomee *Surirella calcarata*. 1 Wanderung des Kernes an den einen Pol der Zelle. 2 Kernteilung und erste Anlage der jungen Wand. 3 Zellteilung vollendet. 4 Schalenbildung vollendet. *sI, sII, sIII, sIV* junge Schalen, *jw* junge Wand, *k* Kern, *chr* Chromatophor, *csp* Centralspindel. Nach Lauterborn aus Oltmans.

der cytogenen Fortpflanzung zu betrachten. Entsprechend der hohen Komplikation der Infusorienzelle sind bei ihrer Vermehrung mancherlei Neubildungsvorgänge notwendig. Die Organellen des Vorderendes müssen von dem hinteren Teilsprößling neugebildet werden, die des Hinterendes von dem vorderen (Abb. 266). Die Teilung wird meist durch die Kernteilungen eingeleitet, doch kann sie auch mit den Einschmel-

zungs- und Neubildungsvorgängen am Plasma, das selbst bei stark ametabolen Formen dabei eine weitgehende Verflüssigung erleidet, beginnen.

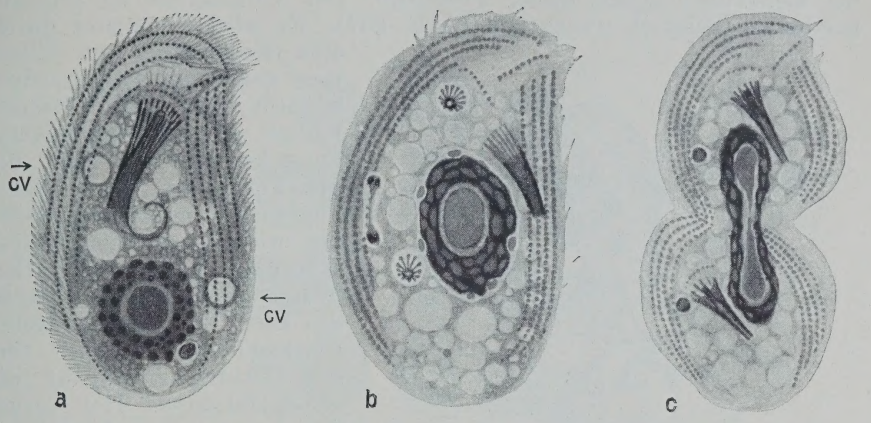


Abb. 266. *Chilodon uncinatus*. Vegetatives Stadium und Teilung (alles in Ventralansicht). Inversion der Färbbarkeit der Makronucleusstrukturen. Mikronucleus in a rechts unten, in b—c links vom Makronucleus gelegen. Auf b die Entstehung der neuen Reusenfibrillen und Degeneration der alten Reuse sichtbar. *cv* = kontraktile Vakuole. Vergr. 1300fach. Aus Hartmann.

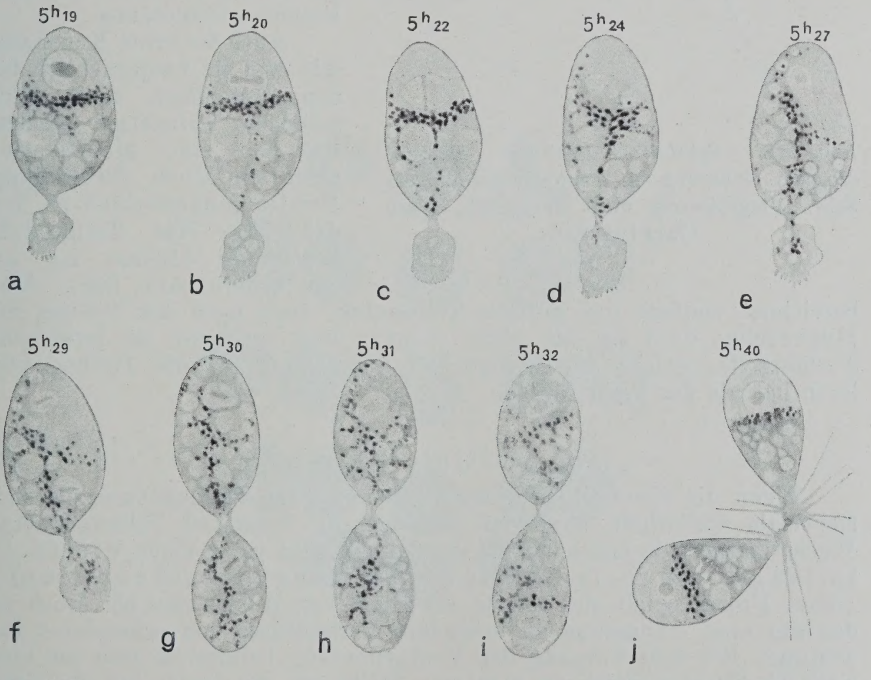


Abb. 267. Knospungsteilung von *Chlamydophrys minor*. Zehn Stadien desselben lebenden Individuums. Die Zahlen sind bei jedem Stadium verzeichnet. Vergr. 1150fach. Nach Bělař aus Hartmann.

Die Knospungsteilung der Thecamöben erinnert in ihren Anfangsstadien an eine richtige Knospung, wird aber im weiteren Verlauf zu einer gleichmäßigen Zweiteilung. Sie ist bedingt durch die Festigkeit der monaxonen Schale dieser Protozoen. Der Vorgang ist an dem abgebildeten Beispiel erkenntlich (Abb. 267). Er wird eingeleitet durch eine Kernteilung im Eltertier, das seine Pseudopodien einzieht und eine Plasmaknospe an der Schalenmündung hervorquellen läßt, die die Form des alten Tieres nur in entgegengesetzter Orientierung annimmt. Diese Knospe schwillt unter starker Wasseraufnahme zur Größe des alten Tieres an, es treten schalenbildende Körper (bei der Gattung *Euglypha*), die schon im alten Tier vorgebildet waren, über, desgleichen der eine Tochterkern und nach Ausbildung einer neuen Schale und Differenzierung des Protoplasmas trennen sich die beiden Tochterkerne unter Pseudopodienbildung.

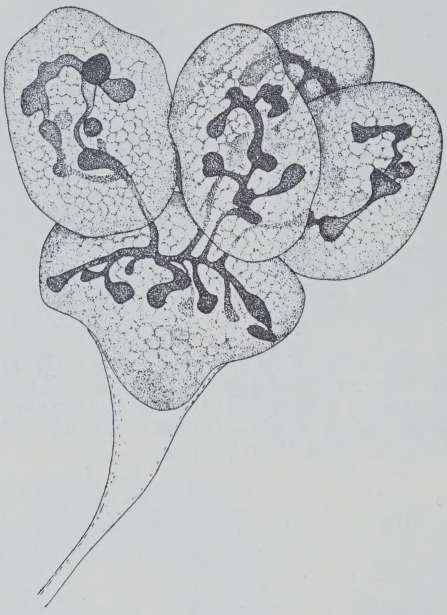


Abb. 268. *Ephelota Bütschliana.* Multiple exogene) Knospung des Makronucleus und der Zelle. Vergrößerung nicht angegeben. Nach Calkins 1901.

Auch die echte Knospung, wie wir sie hauptsächlich bei den Hefepilzen aber auch manchen Infusorien finden, ist nur eine Modifikation einer einfachen Zweiteilung. Der Hauptunterschied ist der, daß das eine Teilprodukt bedeutend kleiner ist als das andere (Abb. 268). Man bezeichnet vielfach das größere Teilprodukt auch nach der Teilung als Mutterzelle; doch ist das nicht richtig, denn auch sie ist jetzt eine Tochterzelle, welche nur weniger an Substanz durch die Teilung verloren hat als der kleinere Teil.

β. Multiple Teilung.

Wenn die Zweiteilung einer Protisten- oder Thallophytenzelle sich mehrmals wiederholt, ohne daß zwischen die einzelnen Teilungen eine Wachstumsperiode eingeschaltet ist, dann kommt es zu einer Vielfachteilung durch fortgesetzte Zweiteilung (Succedanteilung). Dieser Prozeß spielt sich häufig innerhalb von Ruhecysten ab. Doch ist das nur eine Anpassung an besondere Verhältnisse von sekundärer Bedeutung. Bei dem Vorgang der Vielfachteilung handelt es sich um eine zeitliche Zusammenziehung mehrerer Teilungen. So finden bei *Eudorina elegans*, einer Volvocinee, bei der 32 Zellindividuen in einer Gallertkugel zu einer Kolonie angeordnet sind, unter bestimmten gleichmäßigen

Kulturbedingungen jede 5. Nacht 5 Zellteilungsschritte rasch hintereinander statt. Daraus gehen 32 Tochterzellen hervor, die in einem

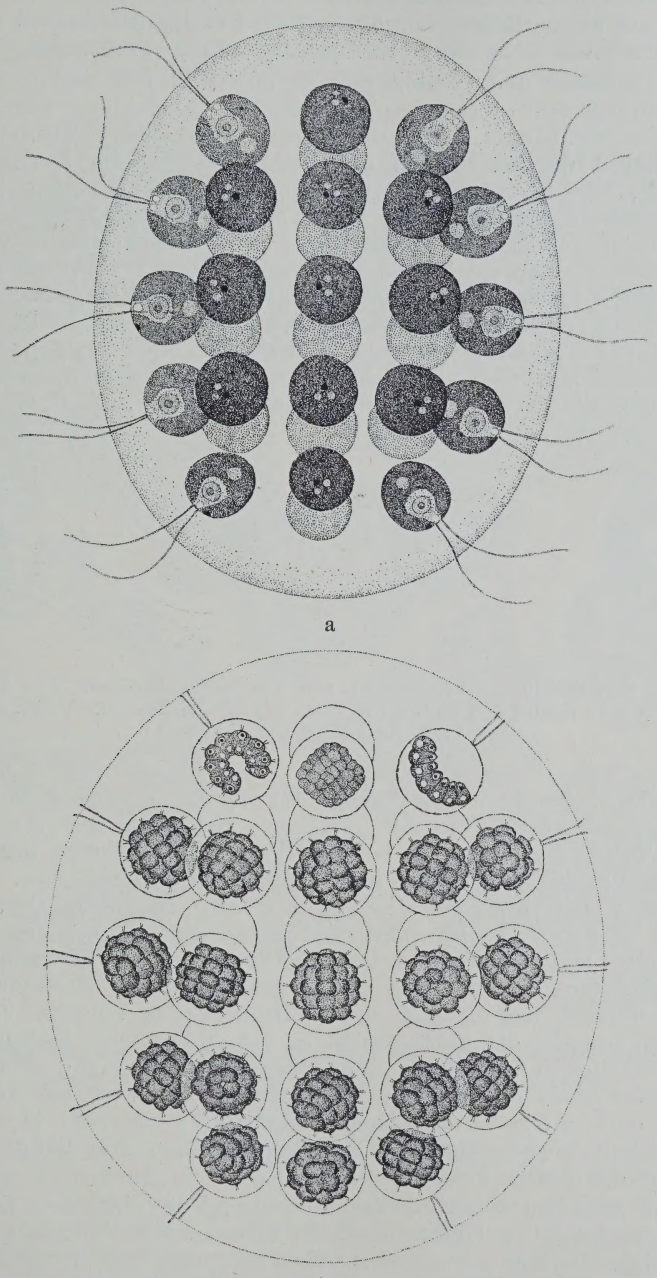


Abb. 269. *Eudorina elegans.* a Erwachsene Kolonie, b Teilung am Ende der Wachstumsperiode. Orig. von Dr. Bělař.

kolonialen Zusammenhang verbleiben, die jungen Kolonien werden nach Auflösung der Membran der Elternzelle frei und wachsen bis zum nächsten mehrfachen Teilungsschritt heran (Abb. 269). Es sei hier schon darauf aufmerksam gemacht, daß die Furchungsteilungen tierischer Eier ebenfalls den Charakter von Succedanteilungen aufweisen.

Bei Protozoen und Thallophyten ist aber noch eine andere Form der Vielfachteilung sehr verbreitet, die mit der Ausbildung polyenergider Zellen zusammenhängt; es ist die Simultan- (Zerfalls-)teilung. Hierbei haben die zwei Akte der Fortpflanzung, die Kern- und die Zellteilung, eine noch größere Unabhängigkeit voneinander gewonnen als bei gewissen Zweiteilungen von Amöben und Flagellaten. Es entstehen durch fortgesetzte Kernteilung und gleichzeitiges Wachstum polyenergide, vielkernige Zellen, die am Ende des Wachstums meist mit einem Schlage in so viele Fortpflanzungszellen zerfallen, als Kerne vorhanden waren (Abb. 270). Diese Art der Fortpflanzung findet sich ganz allgemein bei Foraminiferen und Radiolarien und der ganzen Klasse der Sporozoen, sowie bei vielen Algen (z. B. *Hydrodictyon, Protosiphon*). Die Art und Weise, wie hierbei das Plasma aufgeteilt wird, ist sehr ver-

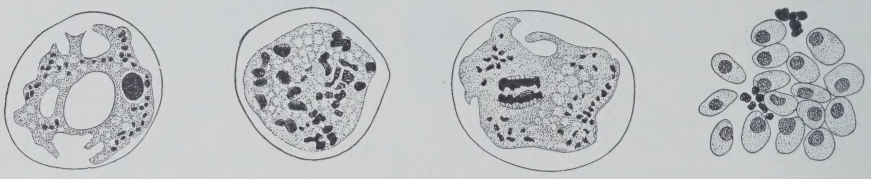


Abb. 270. Zerfallsteilung (Schizogonie) von *Plasmodium vivax*. Die äußere Umgrenzung in a—c deutet den Umriß der roten Blutkörperchen an. Vergr. ca. 2250fach. Nach F. Schaudinn aus Hartmann.

schiedenartig; bei kleineren wenige Kerne enthaltende Zellen zerfällt es durch Einschnürung von der Peripherie aus in die betr. Anzahl kernhaltiger Teile. Das ist z. B. bei den Vermehrungsformen des Malariaparasiten *Plasmodium vivax* im Blut, den Coccidien usw. der Fall (Abb. 270). Bei größeren, wie vielen Pilzen (Sa*prolegnia*), aber auch manchen Algen (*Hydrodictyon*) und Sporozoen (so bei der multiplen Teilung der Malariaparasiten im Zwischenwirt, der Stechmücke *Anopheles*, und Gregarinen) wird die große vielkernige Protoplasmamasse durch Auftreten von Lücken und Klüften erst in einzelne vielkernige Portionen zerteilt, die nachträglich in die einkernigen Fortpflanzungszellen zerfallen (Abb. 271). Zwischen Protozoen und Thallophyten gibt es hier keine prinzipiellen Unterschiede. Die Vorgänge finden sich hier wie dort in den verschiedensten Modifikationen, aber in grundsätzlich gleicher Weise; auch in der superficiellen Furchung tierischer Eier liegt die gleiche Erscheinung vor.

Auch zwischen dieser Vielfachteilung und der einfachen Zweiteilung ist kein prinzipieller Unterschied. In ihren ersten Anfängen tritt uns die multiple Teilung schon bei Amöben und manchen Flagellaten, spez. Trypanosomen, entgegen. Bei gewissen Limaxamöben unterbleibt bei Kultur in höherer Temperatur die Zellteilung nach der Kernteilung und

wird erst nach einer Anzahl von Kernteilungen durchgeführt. Der einfache oder vielfache Modus der Teilung hängt also hier von den Außenbedingungen ab, ist rein fakultativ. Bei *Trypanosoma lewisi* vollzieht sich zu Beginn einer Infektion die Vermehrung meist durch multiple Teilung, statt der gewöhnlichen Längsteilung, steht also auch hier offenbar in Abhängigkeit von den Lebensbedingungen. Der Gepflogenheit mancher

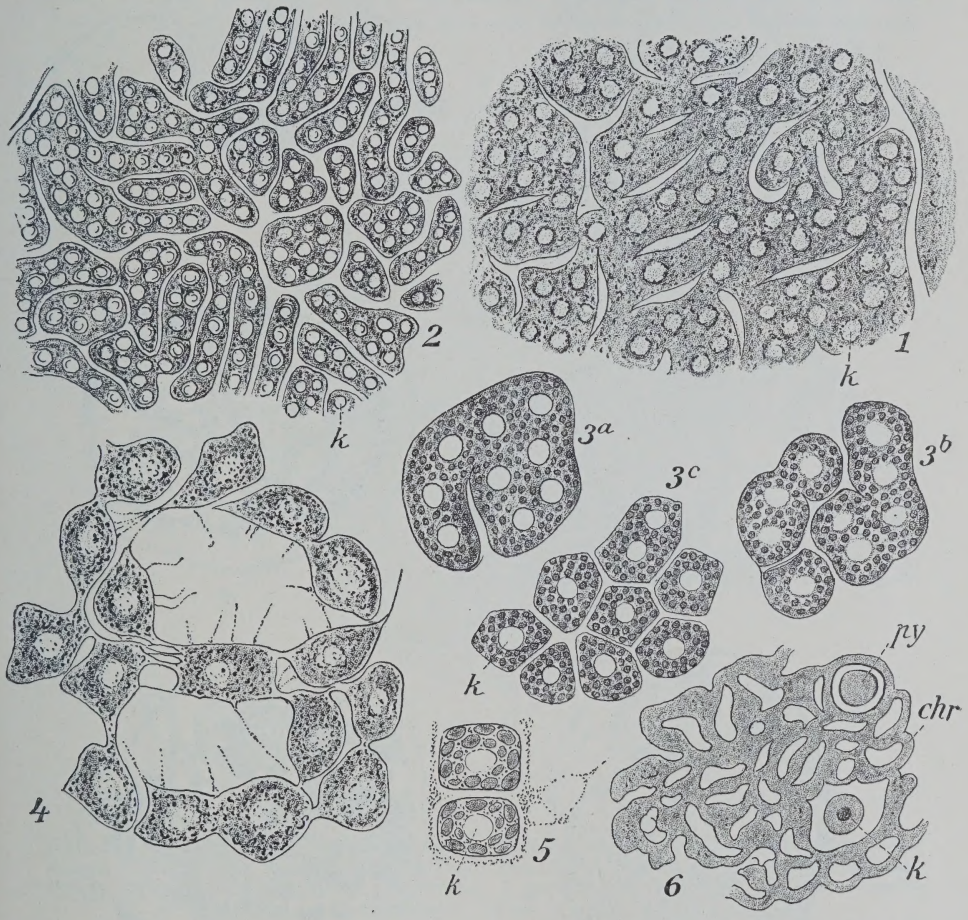


Abb. 271. *Hydrodictyon utriculatum.* Zerfallsteilung nach vorausgegangener Lückenbildung im Protoplasma. Nach Klebs aus Oltmanns.

Botaniker, auch bei niederen Algen nur die Vielfachteilung (Zoosporenbildung) als Fortpflanzung anzusprechen, die Zweiteilung bei kolonialen Zellverbänden (z. B. *Spirogyra*) wie bei einzellebenden Formen (z. B. *Closterium*) aber nicht als Fortpflanzung, sondern als Wachstum zu bezeichnen, können wir daher nicht zustimmen, da die Zweiteilung das Grundphänomen der Fortpflanzung und die Vielfachteilung nur eine Modifikation der Zweiteilung darstellt.

Wie die Zellteilungen bei der Vielfachteilung durch fortgesetzte Zweiteilung zeitlich auf einen Punkt zusammengeschoben sein können,

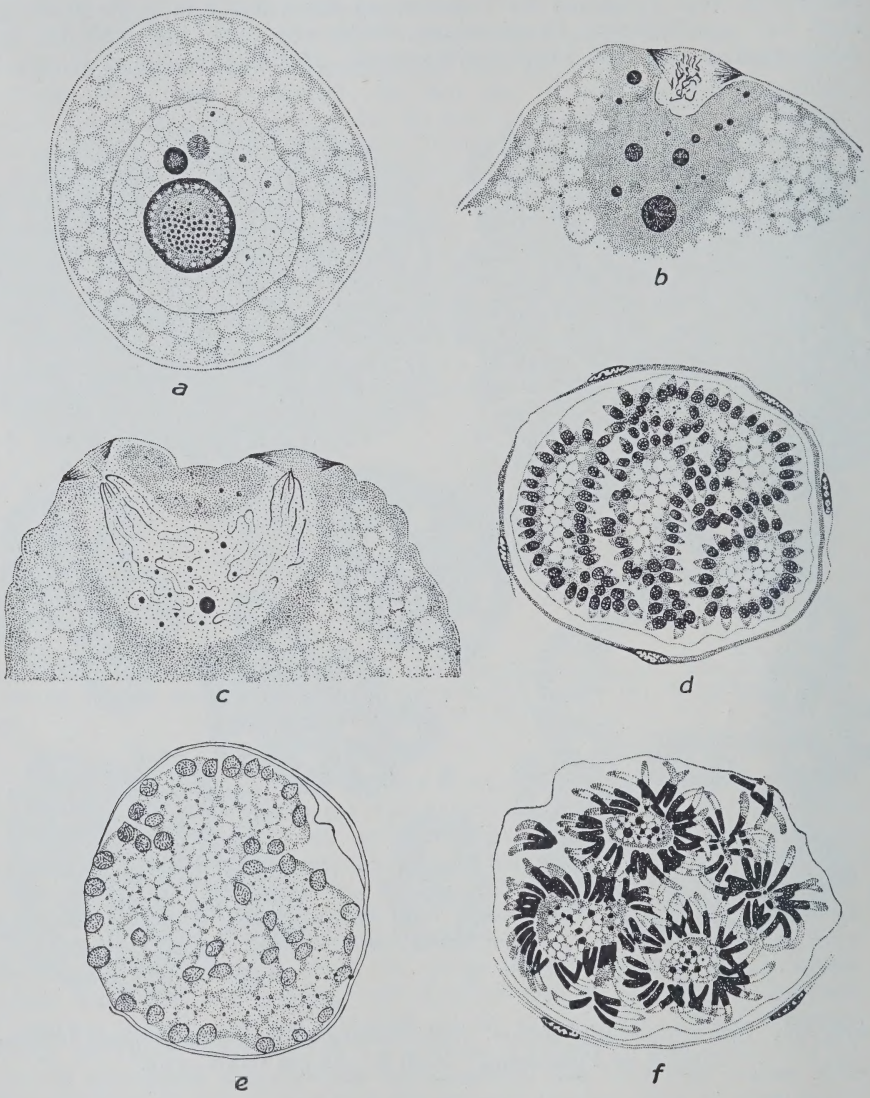


Abb. 272. Zerfallsteilung (Schizogonie) von *Aggregata Eberthi*. a erwachsener Agamont, b erste Kernteilung, c zweite Kernteilung, d—f Zerfallsteilung. Vergr. a—c 1000fach, b—f 850fach. Nach Léger u. Dubosq aus Hartmann.

so müssen andererseits auch die Kernteilungen bei einer Zerfallsteilung nicht mit dem starken Wachstum der Zelle Hand in Hand gehen, sondern können am Ende des Wachstums auf einen Zeitpunkt zusammengezogen

sein. Ganz auffallend ist das bei der Gametenbildung der Gregarinen sowie der progamen wie der metagamen Vermehrung der Aggregaten (Abb. 272). Hier entsteht mit dem starken Wachstum der großen Zellen ein riesiger Kern, aus dem erst kurz vor der Fortpflanzung durch rasche Kernteilungen, ohne dazwischen geschaltete längere Ruhe- und Wachstumsstadien eine große Anzahl von Tochterkernen sich bildet. Bemerkenswert ist, daß bei diesen übermäßig herangewachsenen Zellen zum Aufbau der ersten Kernspindel nur ein kleiner Teil des Kernmaterials

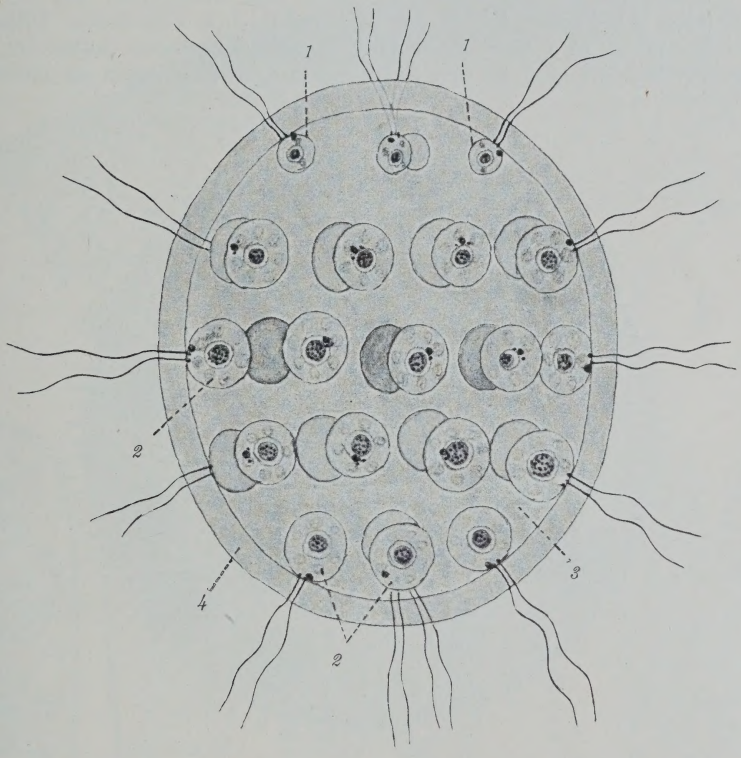


Abb. 273. *Pleodorina illionensis* Kofoid. Kolonie von 32 Zellen. Der vordere polare Kranz von 4 Zellen sind teilungsunfähige somatische, die 28 übrigen fortpflanzungsfähige Zellen. *3* Gallertige Grundsubstanz, *4* gemeinsame Gallerthülle, durch dieselbe die Geißeln hervortretend. Nach Kofoid aus Lang.

Verwendung findet, der größere als somatisches überflüssiges trophisches Material zugrunde geht. Bei der Entwicklung tierischer Eier liegt im Prinzip dasselbe vor, nur mit dem Unterschied, daß dieser Vorgang bereits bei der ersten Reifeteilung sich abspielt.

Wieder anders liegen die Verhältnisse bei Formen mit multipler Kernteilung (polyenergide Kerne), die äußerlich den eben geschilderten gleichen, indem auch hier die Kernteilung erst vor der multiplen Zerfallsteilung einsetzt. Wir kennen diesen Fall nur von den Radiolarien. Hier sind aber nur scheinbar die Kernteilungen noch nicht durch-

geführt, in Wirklichkeit haben sie schon innerhalb des Polycaryons, wie wir an früherer Stelle ausgeführt haben, stattgefunden. In der Regel kombiniert sich diese Form der Vermehrung noch mit der zuletzt beschriebenen durch rasch fortgesetzte Mitosen (nach der Art der Gregarinen), die der multiplen Kernteilung folgen (s. Abb. 259—261).

Die Fortpflanzungsprodukte, die Agameten, sind vielfach beweglich, sei es durch Pseudopodien (Foraminiferen), sei es, was am häufigsten ist, durch Geißeln. Das ist bei fast allen Wasser bewohnenden niederen Organismen der Fall. Doch gibt es auch, und zwar nicht nur bei luftbewohnenden Algen und Pilzen sowie parasitischen Protozoen, völlig unbewegliche, meist in Hüllen oder Cysten eingeschlossene Agameten oder Sporen. Es handelt sich hierbei natürlich um Anpassungen an besondere

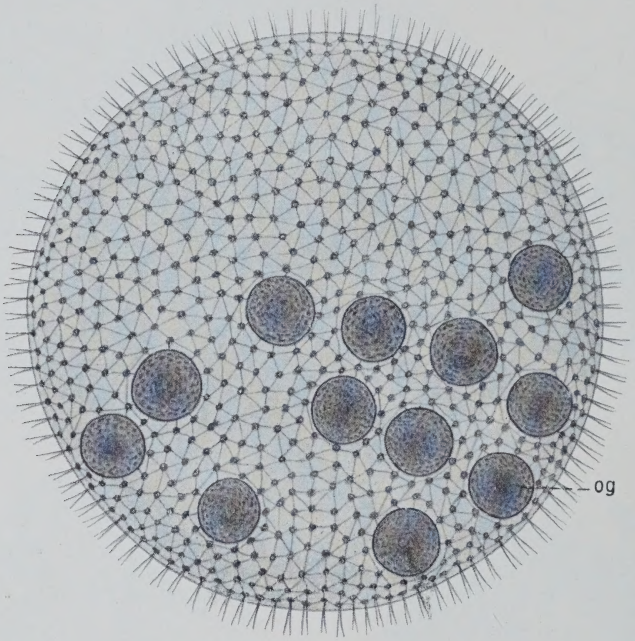


Abb. 274. *Volvox aureus*. Weibliche Kolonie, Eizellen nur in der hinteren Kugelhälfte. Nach Klein aus Meisenheimer.

Lebensbedingungen, die für die Verbreitung und Vermehrung der Art von großer Bedeutung, dagegen für die Beurteilung des eigentlichen Fortpflanzungsvorganges als solchen nebensächlich sind. Bei den Algen und Pilzen werden die beweglichen, mit Geißeln ausgestatteten Agameten als Zoosporen, die bewegungsunfähigen als Akineten bezeichnet. Die sporenbildenden Elternzellen nennt man bei pflanzlichen Objekten meist Sporangien (Zoosporangien), ganz allgemein kann man sie als Agametangien bezeichnen.

Die agame Cytogonie der höheren Algen und Pilze stimmt vollkommen mit den bisher geschilderten Vielfachteilungen der einfachen Thallophyten und Protozoen überein. Wie bei diesen vollzieht sie sich entweder durch fortgesetzte Zellteilung, so z. B. bei den multilokulären

Sporangien gewisser Braunalgen, oder durch simultane multiple Teilung nach vorausgegangener Kernvermehrung (unilokuläre Sporangien). Auch die Ausstattung der Keimzellen mit Geißeln (Zoosporen) oder das Fehlen von Bewegungsorganellen (Akineten) treffen wir in gleicher Weise. Der einzige Unterschied ist folgender: Bei niederen Formen ist jede Zelle (z. B. einer *Eudorina*-Kolonie, einer *Ulothrix)* zur Fortpflanzung nicht nur befähigt, sondern führt diese auch meist tatsächlich

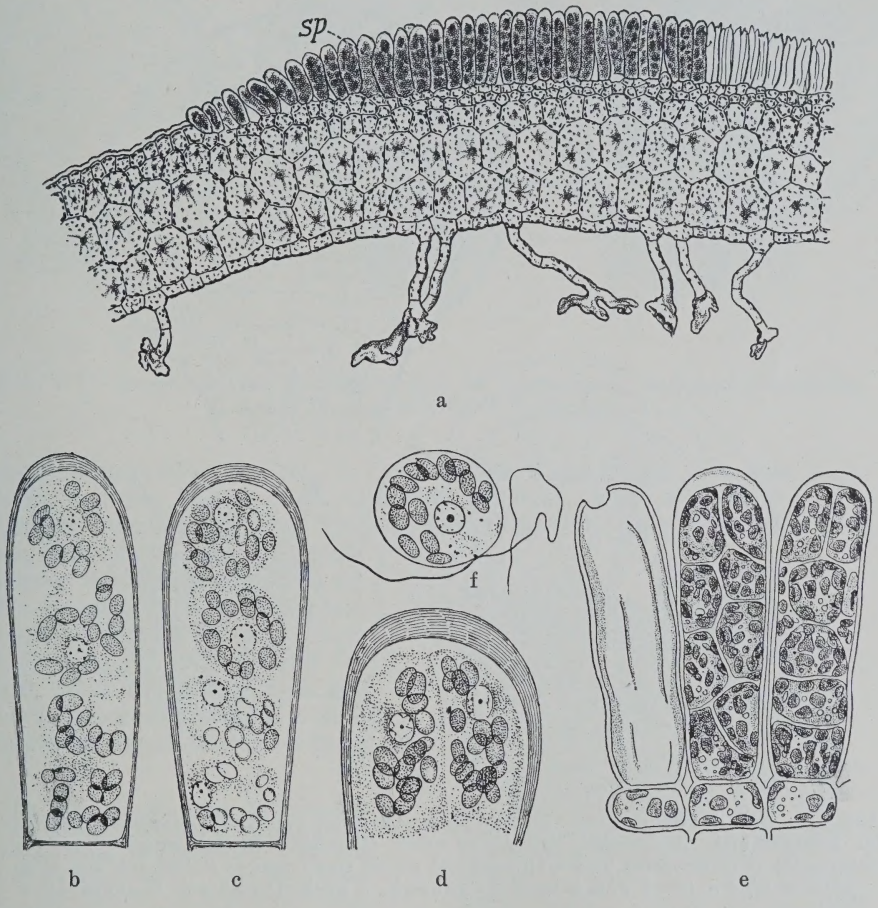


Abb. 275. Zoosporenbildung des *Aglaozonia*-Stadiums von *Cutleria multifida.* a Querschnitt mit Zoosporangien (*sp*), b—e Entwicklung der Zoosporangien, f reife Zoospore. b—e nach Yamanouchi aus Oltmanns.

aus: bei den höheren Formen dagegen ist die Fähigkeit der Fortpflanzung nur auf gewisse Zellen, die Fortpflanzungsorgane (Sporangien, Agametangien) beschränkt, während die größere Mehrzahl der Zellen dem Aufbau des Individuums dient. Das einfachste Beispiel stellt die Volvocinee *Pleodorina* dar (Abb. 273). Es ist dies wie *Eudorina* eine Kolonie von 32 Zellen, von denen aber nicht alle 32 bei der Fortpflanzung sich teilen; denn der Kranz von 4 Zellen am Vorderpol hat

die Fähigkeit der Fortpflanzung verloren. In noch ausgeprägterem Maße ist das bei der Gattung *Volvox* der Fall (Abb. 274), bei der nur einige Zellen der hinteren Kugelschale die Fähigkeit der Fortpflanzung beibehalten haben. Als Beispiel der extremen Differenzierung und Beschränkung der Fortpflanzung auf bestimmte Zellen bei höheren Algen sei noch auf die Bildung der Sporen von *Cutleria* (*Aglaozonia*), einer Braunalge, hingewiesen (Abb. 275).

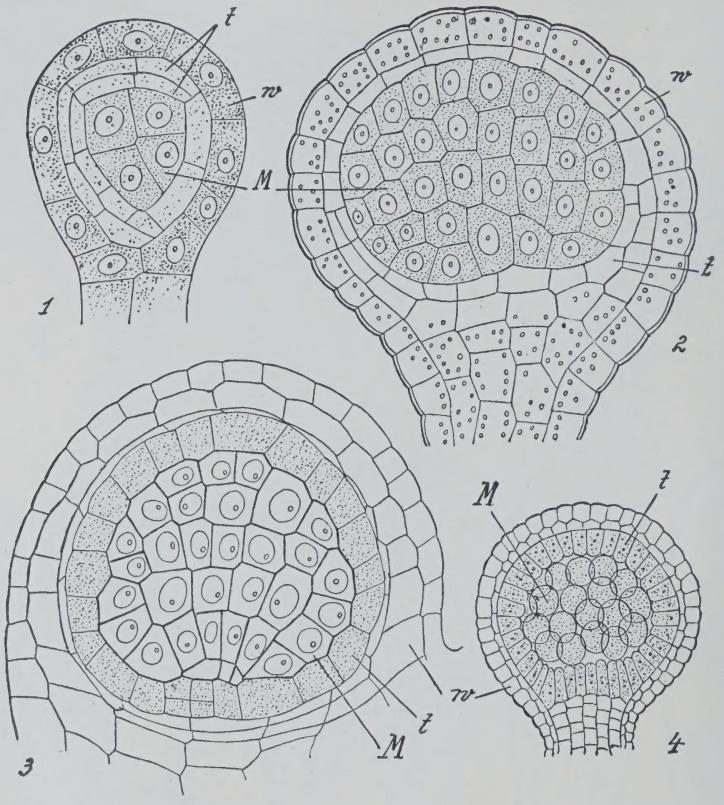


Abb. 276. Bau der Sporangien. 1 junge Sporangien von *Asplenium adianthum nigrum* im Längsschnitt, 2 dasselbe von *Lycopodium clavatum*, 3 Mikrosporangium von *Selaginella inaequalifolia* und 4 Querschnitt durch einen jungen Pollensack von *Symphytum officinale*. 1 und 2 nach Sadebeck, 3 nach Sachs aus Wettstein.

Genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie eben beschrieben haben, treffen wir aber auch bei der Sporenbildung der Moose und Farne (Abb. 276). Dazu kommen nur noch Hüllbildungen somatischer Zellen (Tapetumzellen), die das Sporangium außen umgeben, somatische Hilfseinrichtungen, die wir aber auch schon bei Algen und Pilzen teilweise angedeutet finden. Die Verbindung der agamen Sporenbildung der Moose und Farne mit der Chromosomenreduktion, auf die wir noch in anderem Zusammenhang eingehend zu sprechen kommen, findet sich ebenfalls schon bei der agamen Sporenbildung von Braun- und Rotalgen, sowie Pilzen (Zygomyceten, Ascomyceten).

Bei einem Teil der Farne kann aber auch bekanntlich die Geschlechtsdifferenzierung schon auf die agame Sporenbildung übergreifen, indem makrosporenbildende Sporangien und mikrosporenbildende zur

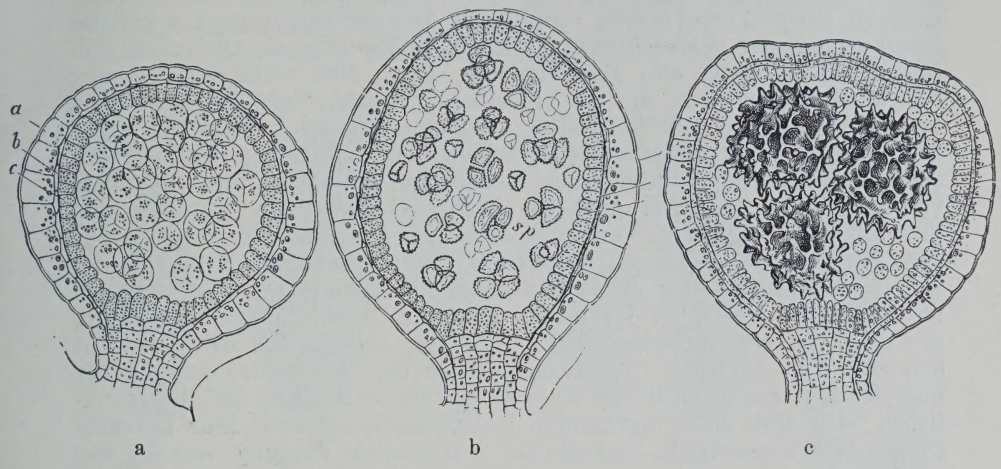


Abb. 277. *Selaginella* mit Mikrosporangien im Längsschnitt, a Sporenmutterzellen; b, c mit Makrosporen. Aus F. O. Bower.

Ausbildung gelangen (Abb. 277). Aus den Makrosporen entstehen weibliche, aus den Mikrosporen männliche Pflanzen. Ganz allgemein ist das auch bekanntlich bei allen Blütenpflanzen der Fall. Doch tritt auch hier, am deutlichsten für die Staubblätter der Gymnospermen, die Homologie mit der Sporenbildung der Moose und Farne klar zutage (Abb. 278), und das gilt natürlich auch für die höheren Blütenpflanzen. Bei allen Blütenpflanzen ist allerdings

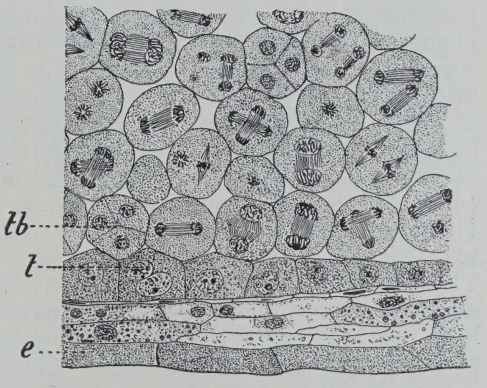


Abb. 278. Partie eines Pollensackes von *Pinus laurentio* mit Kernteilungen und Tetradenbildung in den Pollenmutterzellen. *e* Epidermis, *t* Tapetenzellen. *tb* Tetradenbildung. Nach Coulter u. Chamberlain aus Ernst.

durch die Rückbildung des Gametophyten, der Haplophase[1]), der ganze Vorgang der ungeschlechtlichen agamen Sporenbildung nur noch zu einer Hilfseinrichtung zur Ausbildung der geschlechtlichen Fortpflanzung heruntergedrückt und hat jegliche Bedeutung als besondere Fortpflanzungs- und Vermehrungsart verloren.

1) Näheres über Gametophyten und Haplophase siehe in dem Abschnitt über den Generationswechsel S. 350 u. f.

2. Gamogonie und geschlechtliche Fortpflanzung.

Gamogonie ist die Verbindung von Befruchtungsvorgängen mit einer cytogenen Zellfortpflanzung, d. h. die Bildung von besonderen Fortpflanzungszellen, Gameten, welche durch die darauf folgende Befruchtung zu einer Zygote sich vereinigen. Wir werden weiterhin bei der Besprechung der Befruchtungsvorgänge sehen, daß es auch Befruchtungsvorgänge ohne alle Fortpflanzung gibt. Nur wenn Befruchtung sich an Zellen abspielt, die aus einer besonderen Art der Fortpflanzung, in der Regel einer Vielfachteilung, hervorgehen, kann man von einer geschlechtlichen Fortpflanzung sprechen. Im einfachsten Falle unterscheiden sich die geschlechtlichen Keimzellen, die Gameten, in nichts von gewöhnlichen Agameten. So sind die Gameten von *Protosiphon* in ihrem Baue völlig gleich den Zoosporen dieser Algen, und es hängt nur von den Außenbedingungen ab, ob die Fortpflanzungszellen sich agam weiter entwickeln, oder ob sie erst paarweise kopulieren. Das gilt auch noch für viele Fälle, bei denen eine deutliche Geschlechtsdifferenzierung der Gameten morphologisch zur Ausbildung gelangt ist, wie z. B. bei den Gameten mancher *Chlamydomonas*-Arten. Auch hier können die nun deutlich geschlechtlichen Keimzellen, die weiblichen und die männlichen, sich noch unter bestimmten Bedingungen jederzeit ohne Befruchtung parthenogenetisch entwickeln. Auf diesen Vorgang werden wir noch zurückzukommen haben. An dieser Stelle kommt es uns vor allem darauf an, zu zeigen, daß eben zunächst zwischen der geschlechtlichen und agamen Fortpflanzung durch Einzelzellen prinzipiell kein Unterschied ist. Die Fortpflanzung und die Fortpflanzungsorgane sind in beiden Fällen gleich und homolog. Bei *Chlorogonium*, einem Flagellat aus der Gruppe der Volvocineen (Abb. 279), unterscheiden sich die Gameten von den Agameten (Zoosporen) nur durch ihre geringe Größe, die daher kommt, daß bei der Gametenbildung 4 Teilungsschritte hintereinander folgen, bei der Agametenbildung in der Regel nur 2. Die kleineren Gameten von *Trichosphaerium* besitzen Geißeln, die größeren Agameten Pseudopodien (Abb. 299 S. 353). Erst mit der stärkeren Ausbildung der Geschlechtsverschiedenheit treten schärfere Unterscchiede zwischen geschlechtlicher und agamer Cytogonie hervor. Vielfach wird in dem weiblichen Geschlecht die Fortpflanzung rückgebildet (Coccidien, Saprolegnien), und auch sonst finden sich allerhand Besonderheiten oder besondere Hilfseinrichtungen, die im Gefolge der sexuellen Differenzierung der Befruchtung usw. dienen. Darauf brauchen wir hier nicht einzugehen. Es handelt sich hier nur darum, auch für die höheren Thallophyten, sowie die vielzelligen Pflanzen und Tiere genau so, wie wir es oben im Hinblick auf die Sporenbildung getan haben, die Homologie der sogenannten Geschlechtsorgane mit den agamen Sporangien oder Agametangien der niederen Formen aufzuweisen.

So vollzieht sich nicht nur die Spermienbildung, sondern auch die Eibildung der höheren Algen, wie *Cutleria*, *Dictyota* oder *Fucus*, grundsätzlich in derselben Weise wie die Bildung der Zoosporen. Und das Gleiche ist bei den Oomyceten und Ascomyceten der Fall. Aber auch die Entwicklung und die Ausbildung der männlichen (Antheridien) und weiblichen (Asogone) Fortpflanzungsorgane bei Moosen und Farnen, ist der der Sporangien dieser Pflanzen gleich; es handelt sich fraglos um homologe Bildungen. Daß sich dementsprechend auch die Homologie bei der Bildung der weiblichen und männlichen Organe der Blütenpflanzen durchführen läßt, ist verständlich, wenn auch hier die Verhältnisse durch die Reduktion der Haplophase verwischt erscheinen.

Es fragt sich nur noch, ob die Homologisierung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellbildung sowie der männlichen und weiblichen Gonaden (Eierstock und Hoden) der Metazoen mit den agamen und gametischen multiplen Cytogonien der Protisten ebenfalls zu Recht besteht. Auch diese Frage kann bejaht werden. Wie bei *Volvax*, bei *Aglaozonia* oder einem Moos nur noch bestimmte Zellen und Zellgruppen

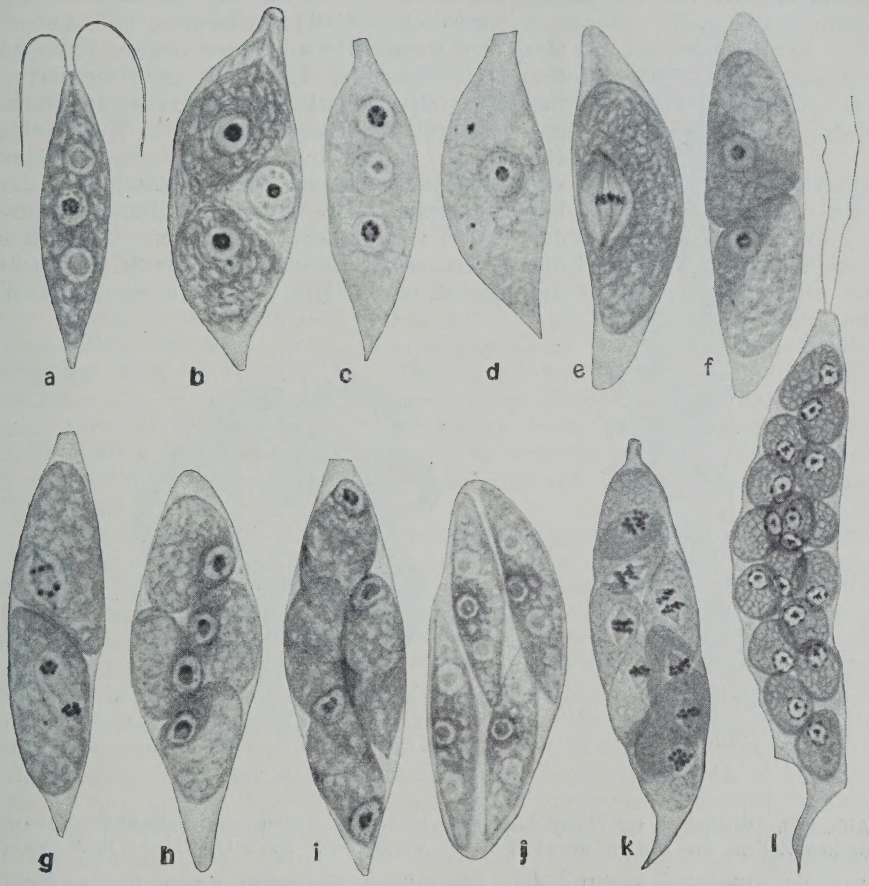


Abb. 279. *Chlorogonium elongatum* (Dangeard). e Vegetative Form, b—j 9 Stadien der agamen Fortpflanzung; b—d Auflösung der Pyrenoide; e erste Mitose; f—h Zwei- und Vierteilung; i, j Bildung der Basalkörner und der neuen Pyrenoide; k, l Endstadien der Gametenbildung, k Achtzellenstadium mit Mitosen (10 Chromosomen), l ein Sechszehnzellenstadium. Nach fixierten und gefärbten (Safranin-Lichtgrün) Präparaten. Vergr. 1950fach. Nach Hartmann.

die ursprünglich allen Zellen zukommende Fähigkeit der Fortpflanzung aufzeigen, während die anderen Somazellen geworden sind, so ist es auch bei den meisten höheren Tieren. Es ist nicht so, daß das Tier während seiner Entwicklung aus irgendwelchem Zellmaterial ebenso wie andere Organe auch besondere Geschlechtsorgane ausbildet, sondern von Anfang an bleiben bestimmten Zellen oder Zellgruppen die Potenzen zur Fortpflanzung erhalten, während die übrigen sich zu Organ- und Gewebszellen differenzieren. Diese Fortpflanzungszellen sind entweder wie bei

Schwämmen und Cölenteraten im ganzen Körper zerstreut (also übereinstimmend mit den embryonalen Zellen der Blütenpflanzen), oder aber sie werden von Anfang an als eine bestimmte kleine Zellgruppe, deren Teilungsenergie zunächst hinter der der gewöhnlichen, sich zu Organen differenzierenden Zellen zurückbleibt, an bestimmter Stelle des sich entwickelnden Embryo lokalisiert, um sich dann später zu vermehren und unter Zutritt von Hilfszellen Eierstock und Hoden zu bilden.

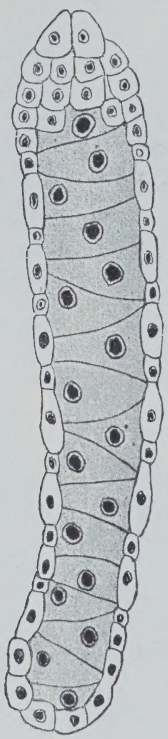


Abb. 280.

Natürlich ist die Ausbildung und Anordnung der Keimzellen in den einzelnen Gruppen der Metazoen, ihre Lagerung im Organismus, ihre Ausstattung mit allerhand Hilfsapparaten und Hilfsvorrichtungen, die der Ernährung, Begattung, Entleerung usw. dienen, bei den verschiedenen Klassen und Ordnungen der heteroplastiden Tiere außerordentlich verschieden und von einer allgemeinen Homologie dieser Gesamtausbildung kann natürlich nicht die Rede sein. Hier handelt es sich um

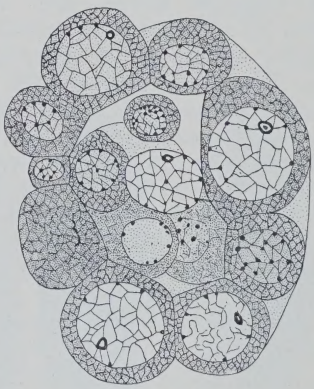


Abb. 281.

Abb. 280. Weibchen von *Rhopalura Metschnikowi*. Außen eine Schicht von somatischen Zellen, im Innern (dunkel) Eier. Vergr. 550. Nach Caullery u. Mesnil.

Abb. 281. Weibchen von *Dicyema*. Die äußeren Somazellen werden hier zu Eiern. Vergr. 1000fach. Nach Hartmann.

Organisationen, die in den verschiedensten Gruppen selbständig erworben sind und nur bei dem Vergleich verschiedener Ordnungen untereinander etc. in beschränktem Maße phylogenetische Bedeutung haben und als homolog gelten können. Aber um diese Organisationen dreht es sich bei unseren Betrachtungen überhaupt nicht. Nicht die Anordnung der Geschlechtszellen, sondern die Geschlechtszellenbildung an sich steht hier zur Diskussion. Und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Geschlechtszellen und ihre Vermehrungsfähigkeit vor aller sonstigen Metazoenorganisation vorhanden sind, daß sie es sind, die gewissermaßen aus sich die Körperzellen hervorgehen lassen, nicht umgekehrt die Körperzellen die Keimzellen bilden.

Ein Vergleich mit der Ausbildung der Somazellen in der Volvocineenreihe (*Eudorina, Pleodorina, Volvox* s. S. 329) macht uns das ohne weiteres klar. Bei *Eudorina* sind alle Zellen Fortpflanzungszellen und Körperzellen zugleich. Bei *Pleodorina* wird vorn ein Kranz von vier Zellen als Somazellen abgetrennt und verliert die Fähigkeit zur Fortpflanzung, wärend wir bei *Volvox* den größten Teil der Zellen als fortpflanzungsfähige Körperzellen von den embryonalen Zellen abgetrennt finden. Wie im letzten Fall, ist es im Prinzip bei allen vielzelligen, heteroplastiden Tieren. Die Keimzellen sind es, die allein ihren embryonalen Charakter, ihre dauernde Teilungsfähigkeit bewahren und die Körperzellen stammen von ihnen ab. Man kann daher direkt die Keimzellen in gewissem Sinne mit den Protozoen resp. Protozoengenerationen vergleichen.

Aber auch die Anlage und die Ausbildung der Gonaden selbst zeigt besonders in den primitiveren Klassen der Metazoen noch vielfache Anklänge an die Keimzellbildung der Protisten, sei sie agam oder gametisch. So werden die Eier und Samenzellen der Mesozoen in der gleichen Weise gebildet wie die Agameten, und ein geschlechtsreifes Individuum der Mesozoen ist eigentlich nichts anderes als eine solide Masse von Keimzellen, die von einer einschichtigen Lage von somatischen Zellen umgeben wird (Abb. 280). Der Bau der ganzen Tiere ist hier gewissermaßen einfacher als der des Sporogons eines Mooses. Ja bei Dicyemidenweibchen zerfällt das ganze Individuum, auch die sonst somatischen Außenzellen, die hier ebenfalls zu Eiern werden, und es bleibt, wie bei der Vielfachteilung mancher Protozoen, nur ein Teil der Axialzelle als Restkörper übrig (Abb. 281).

Unter den eigentlichen Metazoen finden wir zwei verschiedene Typen der Gonadenanlage und -ausbildung. Bei dem ersten, einfachsten, der nur bei Spongien und Cölenteraten angetroffen wird, liegen die Keimzellen, die weiblichen wie die männlichen (dies in Nestern), einfach isoliert zerstreut in dem Gewebe des Tieres, bei den Spongien im Mesoderm, bei Cölenteraten im Ento- oder Ectoderm (Abb. 282). Die Verhältnisse sind etwa der Verteilung der Agameten und Gameten bei *Volvox* vergleichbar. Vielfach finden sich aber auch schon bei Cölenteraten ganze Gruppen von Keimzellen zu Gonaden vereinigt und von somatischen Hilfszellen umschlossen; im Gegensatz zu den höheren Tieren sind sie aber hier in größerer Anzahl vorhanden. Charakteristisch für alle höheren Gruppen ist die fast ausschließliche Ausbildung zweier meist bilateral angeordneter Gonaden, die in der Regel mit allerhand Hilfsvorrichtungen, die der Ernährung, Ableitung, Befruchtung usw. dienen, ausgestattet sind. Auf diese Verhältnisse brauchen wir für unsere Zwecke nicht näher einzugehen.

Die niederen Ausprägungen diffuser und lokalisierter Ei- und Samenbildungen stimmen mit der Bildung der Fortpflanzungsorgane der Pflanzen überein, die in ihren Vegetationspunkten und sonstigen meristematischen Geweben dauernd vorhandene embryonale, meristematische Gewebe besitzen, die nicht nur jederzeit den Ausgangspunkt für Fortpflanzungszellen bilden, sondern auch (bei diesen sog. „offene" Systeme bildenden Organismen) dauernd alle sonstigen Organe hervorzubringen vermögen. Bei Cölenteraten (*Hydra*), Turbellarien und Oligochäten, die mit den Pflanzen und Protozoen die Fähigkeit der vegetativen Vermehrung teilen, finden sich nämlich immer im Körper embryonale, dauernd fortpflanzungsfähige, nicht differenzierte Zellen, so

die interstitiellen Zellen der Hydren (Hadži, P. Schulze) und die Neoblasten der Oligochäten (Hämmerling). Diese ermöglichen eine größere Freiheit bei der Anlage der Gonaden.

Die Bildung streng lokalisierter Gonaden scheint (besonders wenn sie erst in späteren Entwicklungsstadien angelegt werden) auf den ersten Blick gegen unsere Behauptung zu sprechen, daß die Keimzellen vor aller sonstigen Metazoenorganisation vorhanden seien. Doch hat die genauere Untersuchung solcher Fälle durch den Nachweis einer sog. Keimbahn gerade Beweise für die Richtigkeit dieser Auffassung gebracht.

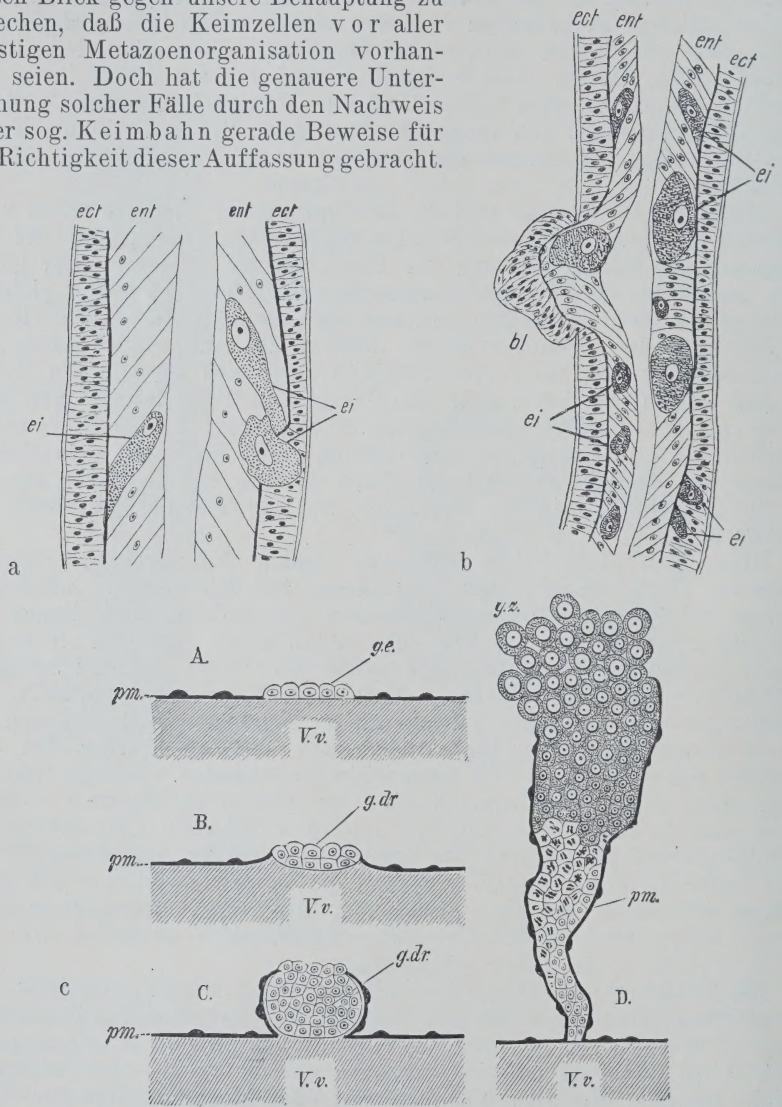


Abb. 282 a und b. Längsschnitt durch einen Zweig eines Hydroidpolypen (*Eudendrium racemosum*) mit wandernden Oocyten (*ei*) im Ektoderm (*ect*) und Entoderm (*ent*), sowie Durchbrechen der Stützlamelle zum Durchtritt von einem in das andere Keimblatt, *bl* Blastostylknospe. c Entwicklung des Eierstockes eines Ringelwurmes (*Amphitrite rubra*). A—C Keimepithel (*ge*) und Geschlechtsdrüse (*gdr*) als Wucherung des Peritonealepithels (*pm*). D Ovarium mit sich loslösenden Oocyten (*gz*), *Vv* = *dr* Bauchgefäß. a und b nach Weismann, c nach E. Meyer aus Korschelt.

Wir können hier natürlich nicht die ganze Fülle der im einzelnen sehr verschiedenartig ausgebildeten Keimbahntypen der mannigfachen

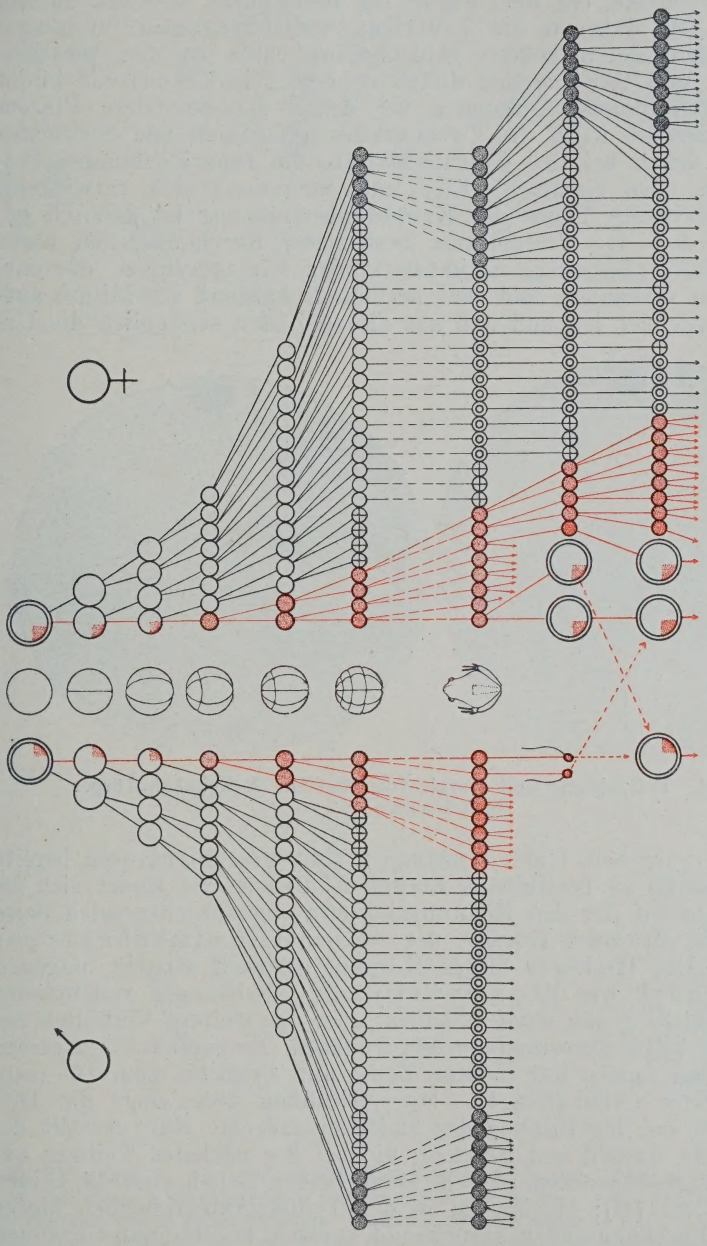


Abb. 283. Schematische Darstellung der Keimbahn und Somadifferenzierung. Keimbahn: rot. Embryonale Zellen: weiß. Differenzierte teilungsunfähige Zellen: mit einem Ring in der Mitte. Absterbende Zellen: mit einem Kreuzchen. Meristematische Zellen: punktiert. — Vom 6. Teilungsschritt an ist nur ein kleiner Bruchteil der Zellen gezeichnet. Die in der Mitte dargestellten Entwicklungsstadien des Frosches sollen die körperliche Anordnung der im Schema linear-stammbaumartig angeordneten Furchungszellen erläutern. Der im Ei rot punktierte Bereich stellt eine sogenannte „keimbahnbestimmende Substanz" dar. — Beim Männchen (♂) ist die Weiterentwicklung der Zellgenerationen nicht ausgeführt; sie ist eben so zu denken, wie rechts beim Weibchen. Nach Bělař.

Tiergruppen zur Darstellung bringen, sondern müssen uns mit einigen wenigen Beispielen begnügen. Das beigefügte Schema (Abb. 283) möge

zunächst eine Vorstellung geben, in welcher Weise eine Keimbahn zur Ausbildung gelangt. Durch die drei ersten Teilungsschritte werden in unserem Schema 8 Zellen gebildet, von denen eine, mit besonderem Plasma ausgestattete (in der Figur rot bezeichnet) als Urkeimzelle anzusprechen ist, während die 7 übrigen undifferenzierte Furchungszellen darstellen, deren spätere Abkömmlinge sich zu den verschiedenen Organ- und Gewebszellen differenzieren. Die Urkeimzelle bildet weiterhin durch gleiche Teilungen, bei denen das besondere Plasma gleichmäßig verteilt wird, die Urkeimzellen (Oogonien und Spermatogonien), aus denen bei der Geschlechtsreife die funktionsfähigen Geschlechtszellen oder Gameten (Eier und Spermien) sich entwickeln.

Der verbreitetste Typus der Keimbahnbestimmung ist dadurch gekennzeichnet, daß das Protoplasma bestimmter Furchungszellen unter Umständen durch besondere Strukturen oder Einlagerungen, die entweder dauernd vorhanden sind oder periodisch während der Mitose auftreten, ausgezeichnet ist, und daß aus diesen Zellen schließlich die Ur-

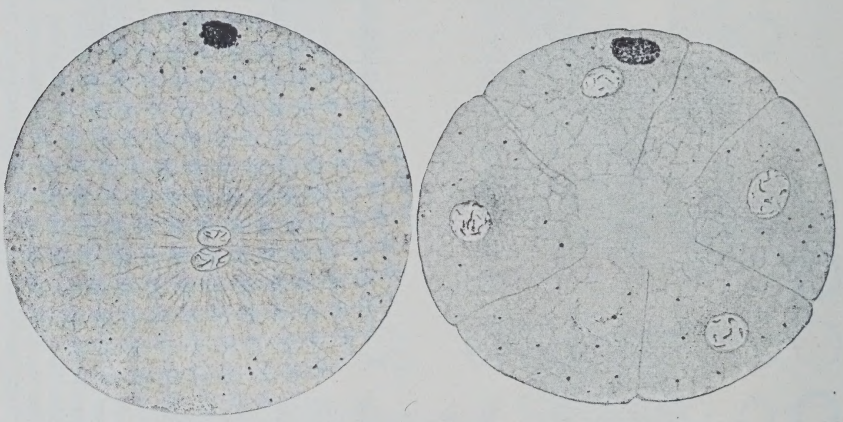


Abb. 284. Befruchtung und Morula von *Sagitta*. *K* Keimbahnkörper. Nach Buchner.

keimzellen hervorgehen. Unter Umständen sind diese Strukturen bereits im ungeteilten Ei an bestimmten Stellen lokalisiert. So findet sich im Ei von *Sagitta* auf der den Richtungskörpern gegenüberliegenden Seite ein sich stark färbender Körper, der sogenannte Keimbahnkörper (Abb. 284). Die Herkunft dieses Körpers ist noch strittig, dagegen machen Buchner wie Elpatiewsky, die unabhängig voneinander diese Verhältnisse genau studiert haben, über das weitere Verhalten bei der Furchung völlig übereinstimmende Angaben. Er gerät bei den ersten Furchungsteilen immer nur in eine Zelle, und zwar bis zum 16- resp. 32-Zellenstadium (Abb. 285a, b). Die Abbildung 285c zeigt die Differentialmitose bei der Bildung des 32-Zellenstadiums. Nun zerfällt der Körper in eine Anzahl von Brocken, die bei der nächsten Teilung auf zwei Zellen verteilt werden (d, *G*). Diese beiden Zellen sind die beiden Urkeimzellen (*G*); sie bleiben in der Teilungsrate erheblich hinter den übrigen Furchungszellen zurück und kommen bei der nun folgenden Gastrulation auf den Boden des Urmundes (e). Nach einer nochmaligen Teilung entstehen vier Zellen (g), aus denen später die Hoden und Ovarien werden.

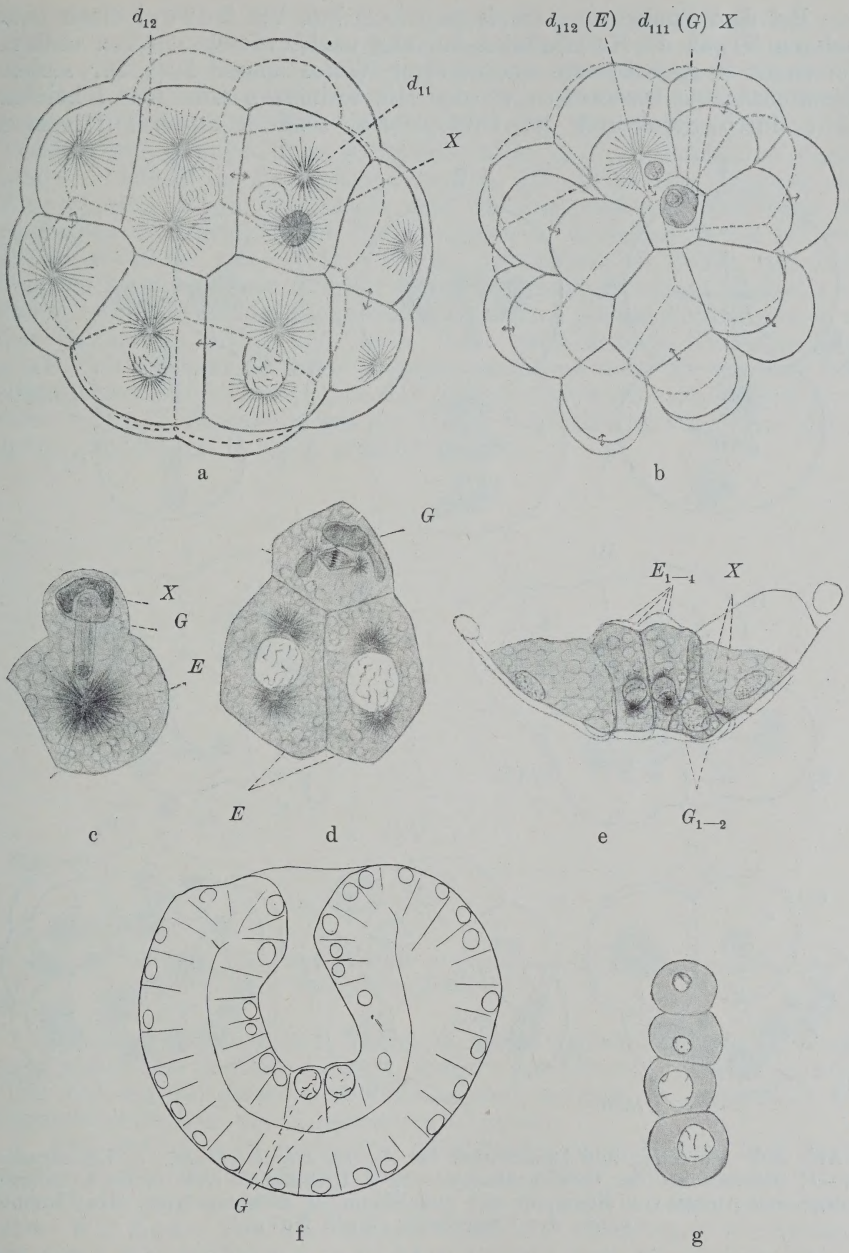


Abb. 285 a und b. 16- und 32-Zellenstadium von *Sagitta* (gesehen vom vegetativen Pol) mit dem Keimbahnkörper (X) in einer der Zellen. c die Differentialmitose bei der Bildung des 32-Zellenstadiums. Es bilden sich die Zellen G mit X (Keimbahnkörper) und E; d die Mitose der Zelle G auf dem 63-Zellenstadium. Der Keimbahnkörper wird mitverteilt; e das Anfangsstadium der Gastrulation im Profil. Die Zellen G (1 und 2) und E (1—4) sind dunkler als die benachbarten. f fertige Gastrula mit den Keimbahnzellen (G) am Grunde; g die 4 Urgeschlechtszellen (2 ♂, 2 ♀) soeben aus der 7. Keimbahnteilung hervorgegangen. Nach Elpatiewsky.

Bei dem Spulwurm *Ascaris megalocephala* hat Boveri einen ganz anderen Typus der Keimbahnbestimmung nachgewiesen, der von anderen Forschern in verschieden modifizierter Weise später auch für andere Nematodenarten beschrieben wurde. Die Keimbahn wird hier scheinbar nicht durch Strukturen im Protoplasma, sondern durch Differenzen

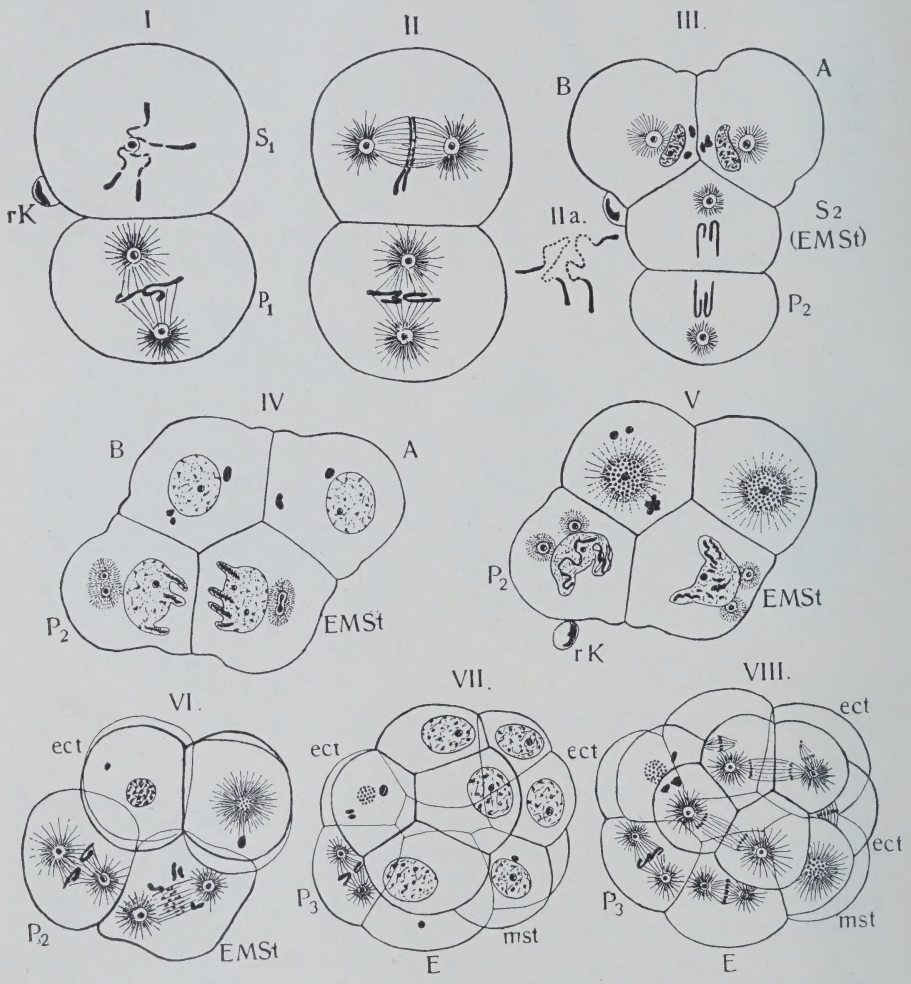


Abb. 286. Furchung und Diminuition bei *Ascaris megalocephala*. S, Ursomazelle, P_1—P_3 Stammzellen der Geschlechtszellen, S_2 2. Ursomazelle (*EMSt*), *ect* Ektodermanlage, *mst* Anlage von Mesoderm und Stomadäum, *rk* Richtunskörper. IIa Chromosomen der Ursomazelle. Nach Boveri.

am Kern, und zwar an den Chromosomen bestimmt, indem durch den Vorgang der Kerndiminution in den somatischen Zellen Teile der Chromosomen aus dem Kern eliminiert werden. Doch dient die Kerndiminution gewissermaßen nur als Indikator für die Keimbahn, da Boveri später gezeigt hat, daß diese Kerndifferenzen durch Verschiedenheiten des Protoplasmas induziert werden. Schon bei den zwei ersten Fur-

chungszellen macht sich die Verschiedenheit bemerkbar. Von den zwei Zellen des Zweizellenstadiums teilt sich nämlich nur die eine in normaler Weise (P_1), in der zweiten aber zerfallen die Chromosomen in der Mitte in eine Anzahl kleiner stäbchenförmiger Teile, während die beiden Enden kompakt bleiben (S_1 Abb. 286 I). Während der Rekonstruktion der Tochterkerne gelangen diese Kernenden nicht in die Tochterkerne hinein, sondern bleiben im Protoplasma zurück (II, III). Der Vorgang der Kerndiminution wiederholt sich in den nächsten Teilungen an dem einen Abkömmling der P_1—P_3-Zellen in derselben Weise bis zum 16-Zellenstadium (VI—VIII). Daraus resultieren 15 Zellen mit diminuierten kleinen Kernen und nur eine (P_3); die das gesamte Chromatin erhalten hat. Die Abkömmlinge der diminuierten Zellen werden später zu den Somazellen (Abb. 286, 287). Erst nach dem 5. Teilungsschritt gibt die Keimbahnzelle keine somatischen Zellen mehr ab, sondern teilt sich in zwei gleiche Zellen, die den ganzen Chromatinkomplex erhalten; diese beiden Zellen sind dann die beiden Urgeschlechtszellen, aus denen später Hoden und Ovarien gebildet werden.

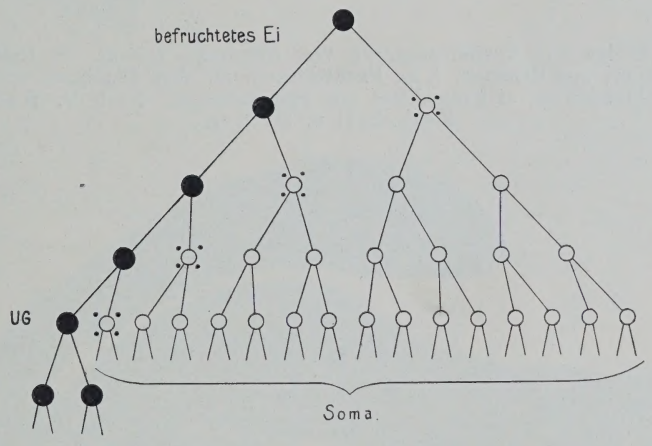


Abb. 287. Schema der Furchung von *A. megalocephala* zur Demonstration der Keimbahn. Nach Boveri.

Die eben geschilderten Vorgänge der Keimbahnbestimmung bestätigen somit unsere obige Aussage, daß die Geschlechtsorgane (Gonaden) nicht von den Körperzellen gebildet werden, sondern daß umgekehrt die Urgeschlechtszellen die Körperzellen abgeben.

Zum Schluß seien noch zwei Abbildungen eines Hodens und Ovars zweier Krebse (Copepoden) gegeben (Abb. 288 u. 289), um an einem Beispiel zu zeigen, in welcher Weise die Geschlechtszellen angeordnet sind. Wir finden hier am distalen Ende die eigentlichen Keimzellen, die durch ihre reichlich ausgebildeten Mitosen ihre rege Teilungsfähigkeit zeigen, die eigentliche Vermehrungszone. Die Keimzellen werden auf diesen Stadien als Oogonien und Spermatogonien bezeichnet. Von einem bestimmten Abschnitt des Ovars resp. Hodens an hören diese Vermehrungen auf und die Keimzellen wachsen heran. Das gilt nicht nur für die Oocyten, wie die weiblichen Keimzellen auf diesem Stadium genannt werden und für die das außerordentlich starke

Wachstum charakteristisch ist, sondern häufig auch für die Spermatocyten erster Ordnung. Am Schlusse der Wachstumsperiode treten die Keimzellen dann in die Reifungsperiode, in der durch die später zu

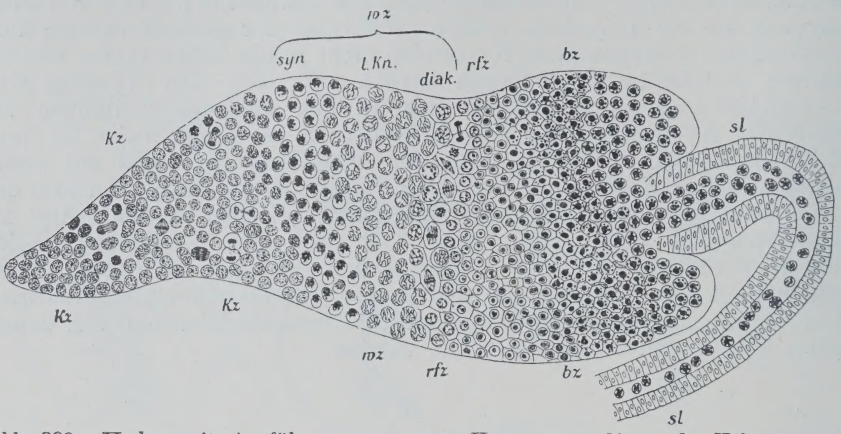


Abb. 288. Hoden mit Ausführungsgang von *Heterocope saliens*. *kz* Keimzone, *wz* Wachstumszone, *syn* Synapsis, *l, kn* Pachytänstadium, *diak* Diakinese, *rfz* Reifungszone, *bz* Bildungszone, *sl* Samenleiter mit Spermatozoen. Nach V. Haecker aus Korschelt u. Heider.

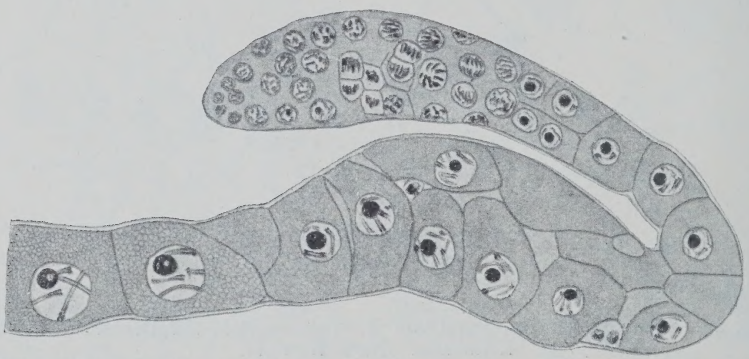


Abb. 289. *Canthocamptus staphylinus*. Schnitt durch Ovarium und Ovidukt. *kz* Keimzone, *wz* Wachstumszone. Nach V. Haecker aus Korschelt u. Heider.

schildernden Reduktionsteilungen die Umwandlung der Oocyten und Spermatocyten in reife Eier und reife Spermien sich vollzieht. Auf diese Verhältnisse werden wir später im Zusammenhang mit den Befruchtungsvorgängen näher einzugehen haben.

3. Parthenogenese.

Gameten können sich auch unbefruchtet entwickeln resp. dasselbe Schicksal erleiden, wie die befruchteten Zygoten. Dieser Vorgang ist die Parthenogenese. Bei Organismen, bei denen Befruchtung mit Fortpflanzung verknüpft ist, stellt somit Parthenogenese eine Fortpflanzung durch eine geschlechtlich differenzierte, ursprünglich für eine Befruchtung bestimmte Keimzelle (Gamete), doch ohne Befruchtung dar. In der Regel handelt es sich um die Entwicklung unbefruchteter Eier (Jungfern-

zeugung, Parthenogenese), doch kommt bei niederen Organismen mit geringer geschlechtlicher Differenzierung der Gameten auch Entwicklung männlicher Keimzellen vor (z. B. bei der Braunalge *Ectocarpus siliculosus*), so daß hier eigentlich von Androgenese gesprochen werden sollte. Bei der Parthenogenese handelt es sich mithin um eine teilweise rückgebildete geschlechtliche Fortpflanzung. Sie findet sich besonders in manchen Tiergruppen in weiter Verbreitung und wechselt vielfach mit normaler geschlechtlicher Fortpflanzung in bestimmter Weise ab. Aber auch bei Pflanzen ist sie in neuerer Zeit häufiger nachgewiesen worden, und dürfte auch hier eine größere Verbreitung besitzen. Mit Winkler kann man zwei Sorten von Parthenogenesis unterscheiden, somatische oder diploide Parthenogenesis, wenn das Ei einen Kern mit der diploiden Chromosomenzahl besitzt, und generative oder haploide Parthenogenesis, wenn der Kern des Eies die reduzierte haploide Chromosomenzahl aufweist. Wir begnügen uns hier mit der Beschreibung weniger Beispiele.

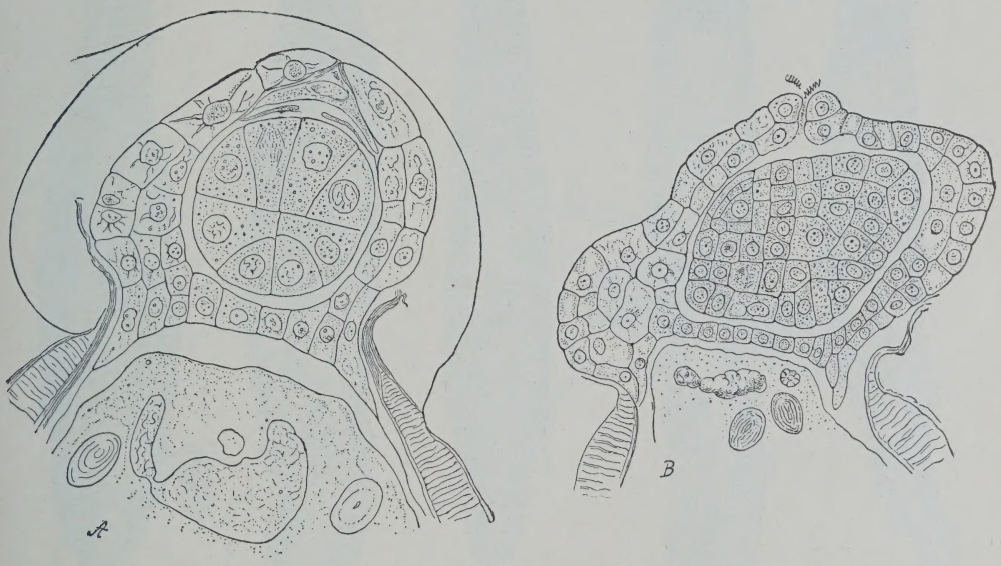


Abb. 290. A *Marsilia Drumondii*. Parthenogenetisch entstandene Keimanlage. B *Marsilia vestita*. Geschlechtlich erzeugte Keimanlage; im und am Archegoniumhals abgestorbene Spermatozoiden. In A ist die Kanalzelle erhalten, in B der Archegoniumhals offen. Nach Strasburger aus Winkler.

Bei Farnen liegt in *Marsilia Drumondii* ein gut untersuchter Fall von diploider somatischer Parthenogenesis vor. Während die übrigen Arten der Gattung normale Befruchtung aufweisen, kommt es hier nie zu einer solchen, sondern die Eizelle entwickelt sich ohne Befruchtung zu einer Keimanlage (Abb. 290).

Bei Blütenpflanzen wurde eine diploide Parthenogenesis zum ersten Mal von Juel an der Composite *Antennaria alpina* aufgefunden. Von der Pflanze, deren nächste Verwandte getrenntgeschlechtlich sind, kommen fast nur weibliche Individuen vor, und es hat sich gezeigt, daß Embryoentwicklung ohne vorhergehende Betäubung und Befruchtung erfolgt. Dabei unterbleibt bei der Embryosackbildung die bei den ver-

wandten, typisch sexuellen Arten stattfindende Vierteilung der Embryosackmutterzelle, und die letzte wird direkt zur Makrospore. Auf diese Weise fällt die Reduktion aus (Näheres siehe später) und die entstehende Eizelle besitzt die normale diploide Chromosomenzahl (Abb. 291).

Bei den Tieren ist die Parthenogenese weiter verbreitet und eine seit langer Zeit bekannte Erscheinung. Es findet sich sowohl diploide (somatische) wie haploide (generative) Parthenogenesis. Die

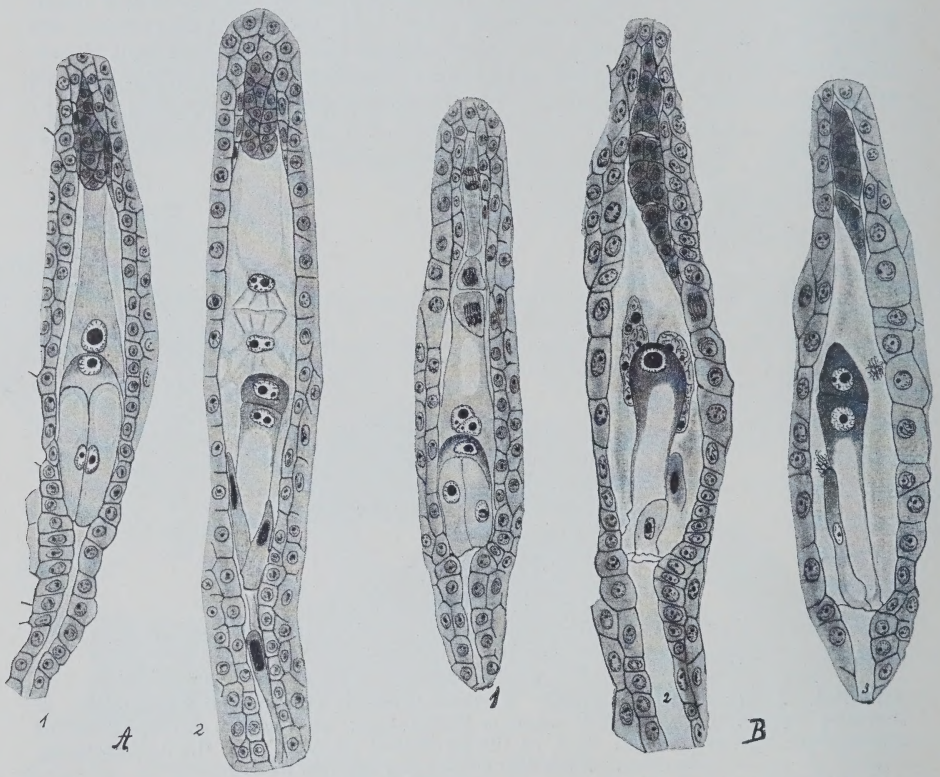
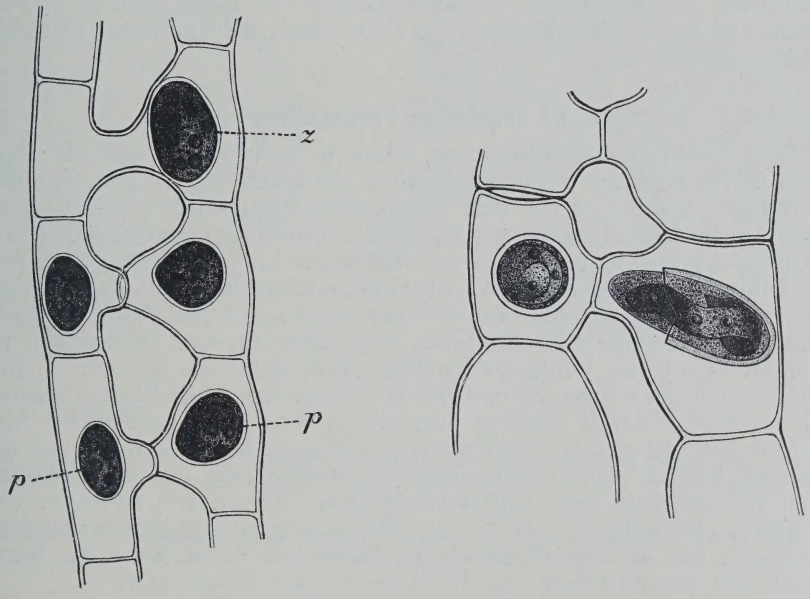


Abb. 291. A *Antennaria dioica.* Normale geschlechtliche Embryobildung. Befruchtungsreifer Embryosack, unten der Eiapparat, oben die Antipodenwucherung. 2 Embryo zweizellig. In der Mikropyle noch Reste des Pollenschlauches; neben dem Embryo die verfallenden Synergiden. B *Antennaria alpina.* Pharthenogenetische Embryobildung. 1 Fertig ausgebildeter Embryosack. 2 Die Eizelle beginnt zu wachsen, die Polkerne bereiten sich zur Teilung vor. In der Mikropyle keine Spur eines Pollenschlauches. 3 Embryo zweizellig, Polkerne in Teilung. Nach Juel aus Winkler.

erste wird bei Aphiden, Schmetterlingen, Cladoceren, Ostracoden, Nematoden angetroffen, ferner bei Rotatorien (bei den sog. amiktischen Weibchen, die nur parthenogenetische Weibcheneier produzieren) und vermutlich bei Trematoden. Die letzte ist mit Sicherheit nur von Hymenopteren (Bienen, Wespen), einer Milbe sowie Rotatorien bekannt (siehe S. 396 u. f.). Sie steht hier mit dem Mechanismus der Geschlechtsbestimmung in Verbindung, indem aus den haplodparthenogenetischen Eiern nur ♂♂ hervorgehen. Wir kommen darauf, sowie auch auf die

interessanten cytologischen Verhältnisse in anderem Zusammenhang zurück.

In der Regel wird die natürliche Parthenogenese bei Tieren neben normaler zweigeschlechtlicher Fortpflanzung angetroffen und wechselt in vielen Fällen mehr oder minder regelmäßig mit ihr ab. (Näheres darüber siehe Kapitel Generationswechsel S. 396.) Doch gibt es auch eine nicht unbeträchtliche Zahl von Fällen, bei denen sie die ausschließliche Art der Fortpflanzung darstellt. Das ist z. B. bei gewissen Cladoceren (den azyklischen Formen) sowie gewissen Ostracoden, Nematoden, der Fall, ferner bei bestimmten Rassen von *Artemia salina*, Asseln und Schmetterlingen, von welchen an bestimmten Fundorten nur parthenogenetische Weibchen vorkommen. Hier liegen die Verhältnisse offenbar ähnlich wie bei den oben erwähnten parthenogenetischen Blütenpflanzen.



a b

Abb. 292. *Spirogyra varians*. a nach Beginn der Kopulation in Nährsalzlösung von 1 Proz. gebracht. *z* Zygote, *p* Parthenosporen (links ♂, rechts ♀). b Parthenosporen in der Keimung begriffen. Vergr. a und b 300fach. Nach Klebs.

Einige Insekten, Echinodermen und Würmer, die sich normalerweise nur zweigeschlechtlich fortpflanzen, zeigen bei Ausbleiben der Befruchtung einen Ansatz zur Parthenogenese, indem die Eier mehr oder minder weit die embryonale Entwicklung durchmachen, dann aber früher oder später absterben. Dieser normale Ansatz zur Parthenogenese leitet über zu den Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese, bei der durch Einwirkung verschiedener, in der normalen Umwelt der Organismen nicht vorkommender Bedingungen die Eier experimentell zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden. Durch die bekannten Experimente von J. Loeb und seinen Nachfolgern hat sich ergeben, daß die experimentelle Parthenogenese an den verschiedensten Tiergruppen, Echinodermen, Mollusken, Würmern,

sogar Wirbeltieren, sich erzielen läßt. Wir kommen auf diese Versuche bei der Besprechung der Physiologie der Fortpflanzung noch eingehend zurück und bemerken hier nur so viel, daß es J. Loeb, Y. Delage und Shearer gelungen ist, sogar geschlechtsreife Tiere (Seeigel und Frösche) aus solchen experimentell parthenogenetischen Eiern zu erzielen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Gameten mancher Protozoen und Algen sich verhältnismäßig leicht parthenogenetisch zu entwickeln vermögen, und zwar nicht nur weibliche, sondern auch männliche (Androgenese). So gelingt es durch einfaches Überführen der gametenbildenden *Spirogyra*-Fäden in Nährsalzlösung, die Gameten dazu zu veranlassen, sich ohne Kopulation direkt in zygotenartige Cysten zu verwandeln, die später wie Zygoten keimen (Abb. 292). Bei der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* gelangen die Gameten isoliert gehaltener männlicher wie weiblicher Pflanzen direkt zur Ruhe, bilden Cystenmembranen und keimen alsdann. In allen diesen Fällen liegt haploide Parthenogenesis vor.

b) Vegetative Propagation.

Wir haben in der Einleitung schon hervorgehoben, daß die vegetative Fortpflanzung durch vielzellige Fortpflanzungskörper eine Erscheinung ist, die sich bei den verschiedenen Organismengruppen ganz sekundär als Anpassung an spezielle Verhältnisse herausgebildet hat, und daß es nicht angängig ist, sie mit der ungeschlechtlichen Cytogonie in eine Linie zu stellen. Schon die überaus mannigfaltige und verschiedene Art, wie die vegetativen Vermehrungsvorgänge selbst bei nahe verwandten Organismen sich abspielen, zeigt deutlich, daß es sich hier um sekundär erworbene Vorgänge handelt. Rein äußerlich betrachtet, vollzieht sie sich bei Tieren oft in ähnlicher Weise wie die Zellfortpflanzung, d. h. entweder durch Teilung oder durch Knospung oder durch fortgesetzte Knospung (sog. Stolonisation, Fragmentation usw.). Bei den Pflanzen kommt dann noch hinzu Fortpflanzung durch Ausläufer, durch Brutzwiebeln usw. und schließlich bei Tieren wie Pflanzen eine vegetative Vermehrung durch im Körperinnern gebildete vielzellige Teilstücke, wie die sog. Gemulae der Schwämme (Abb. 293), die Statoblasten der Moostierchen, die Brutknospen der Moose usw.

Die üblichen Einteilungen der vegetativen Vermehrungsvorgänge beziehen sich auf rein äußerliche Züge und lassen keine inneren Zusammenhänge erkennen. Wir verzichten daher auf eine solche Gruppierung sowie überhaupt auf eine genaue Darstellung auch nur der wichtigsten Typen und beschränken uns auf die Schilderung weniger Beispiele, wobei wir mit Absicht vorwiegend solche wählen, an denen die Vorgänge auch experimentell physiologisch untersucht worden sind.

Schon bei Protisten gibt es vegetative Fortpflanzung; so vermögen beispielsweise bei dem vielkernigen Rhizopod *Trichosphaerium* nicht nur die ungeschlechtlichen agamen Formen, sondern auch die Geschlechtsformen durch Teilung sowie Knospung sich rein vegetativ zu vermehren (Abb. 299 S. 353). Charakteristisch für diese vegetative Vermehrung ist die wechselnde Kernzahl der sich ablösenden Fortpflanzungskomplexe. Auch von Myxosporidien und Haplosporidien (Abb. 294) sind vegetative Vermehrungsvorgänge durch vielkernige Plasmakörper, bei denen ein Zusammenhang zwischen Kern- und Zellteilung fehlt, verbreitet. Sie werden hier als Plasmotomien bezeichnet. Doch

sei hervorgehoben, daß die Grenze zwischen einer cytogenen Vielfachteilung und einer vegetativen Plasmotomie keine so scharfe ist, da es verschiedene Übergänge gibt.

Bei vielzelligen Tieren sind vegetative Vermehrungen natürlich nur da möglich, wo mehr oder minder embryonale Zellen in größerer Anzahl vorhanden sind. Das ist aber nur unter den niederen Klassen der Fall, die keine ausgesprochene Keimbahn besitzen. So finden wir bei Turbellarien und gewissen Ringelwürmern die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung sehr verbreitet. Es bilden sich in der Mitte oder mehr dem Hinterende genähert sogenannte Teilungszonen, an denen sich indifferente embryonale Zellen ansammeln. Nachdem sich diese zu neuen Organanlagen differenziert haben, schnüren sich die

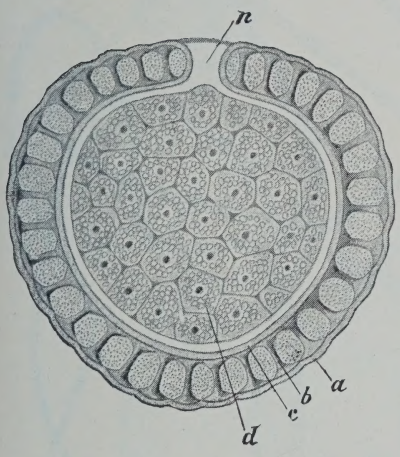


Abb. 293.

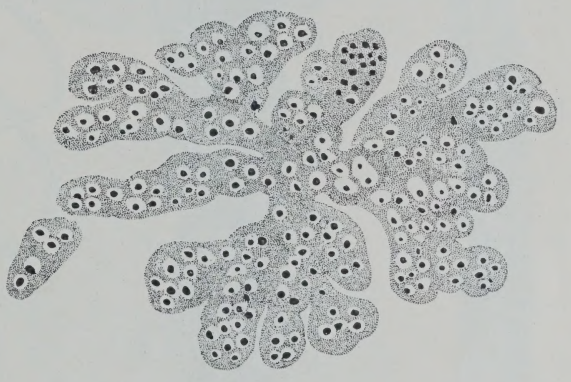


Abb. 294.

Abb. 293. Gemmula einer *Ephydatia fluviatilis*. *a* äußere Cuticulamembran, *b* Amphidiskenschicht, *c* innere Cuticulamembran, *d* Keimkörper, *p* Pours. Nach Veydowsky aus Korschelt.

Abb. 294. Plasmotomie durch multiple Knospung von *Ichthyosporidium Hertwigi* Swarz. Nach Swarzewsky aus Hartmann.

Tiere an der betreffenden Stelle durch. Vielfach wird, noch ehe die Teilung sowie die mit ihr verbundenen Neubildungen durchgeführt sind, bei dem Vorder- wie dem Hinterende eine zweite, unter Umständen sogar dritte, vierte, fünfte usw. Teilungszone angelegt (Abb. 295). Auf diese Weise kann gleichzeitig oder kurz hintereinander durch Teilung eine größere Anzahl von neuen Individuen (Zooiden) zur Ausbildung kommen. Neuere Untersuchungen von Hämmerling haben gezeigt, daß die ganzen Neubildungen, die bei diesem vegetativen Fortpflanzungsvorgang notwendig sind, von embryonalen Zellen, sogenannten Neoblasten herrühren.

Bekannt ist die vegetative Vermehrung unserer Süßwasserpolypen durch Knospung. Hier treten meist an einer bestimmten Körperstelle kleine Vorwölbungen auf, die aus den beiden Epithelschichten bestehen und in welche anfänglich der Leibesraum des Muttertieres sich fortsetzt. Mit weiterem Wachstum wird ein vollständiger kleiner Hydroidpolyp gebildet mit Mundöffnung und Tentakeln am Ende. Nach Ver-

lötung der beiden Epithelschichten an der Ansatzstelle löst er sich dann von dem Eltertier ab (Abb. 296). Bei verwandten Formen bleiben die Knospen vielfach mit dem Eltertier verbunden, und es werden

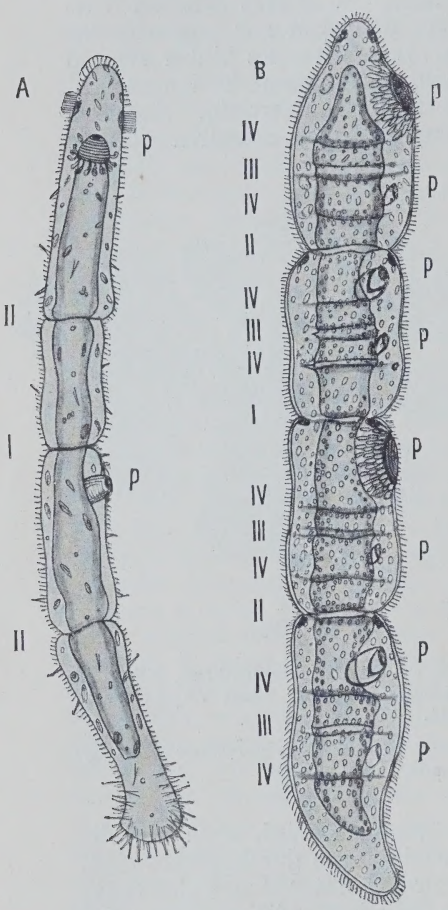


Abb. 295.

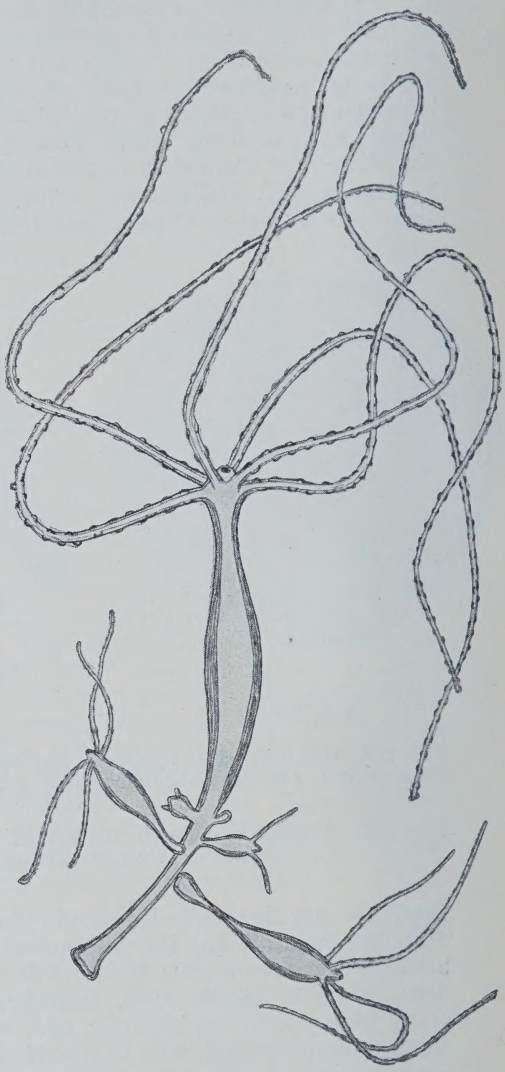


Abb. 296.

Abb. 295. Zwei Strudelwürmer *Stenostomum Sieboldi* und *Microstomum lineare* in Teilung. I—IV Teilungsstellen 1.—4. Ordnung, *o* der Pharynx der einzelnen Individuen. Nach v. Graff aus Korschelt.

Abb. 296. Brauner Süßwasserpolyp (*Hydra oligactis*) in Knospung. Aus Korschelt.

auf diese Weise ganze Kolonien oder Tierstöcke gebildet. Auch für unsere Süßwasserpolypen ist die Ausbildung der Knospen auf embryonale Zellen, sogenannte interstitielle Zellen, zurückgeführt worden (Hadži, P. Schulze).

Schließlich sei noch das merkwürdige Beispiel einer vegetativen Vermehrung in der frühen Embryonalperiode von Hymenopteren beschrieben, die durch Marchal unter dem Namen Polyembryonie bekannt geworden ist. Die Erscheinung findet sich bei Schlupfwespen,

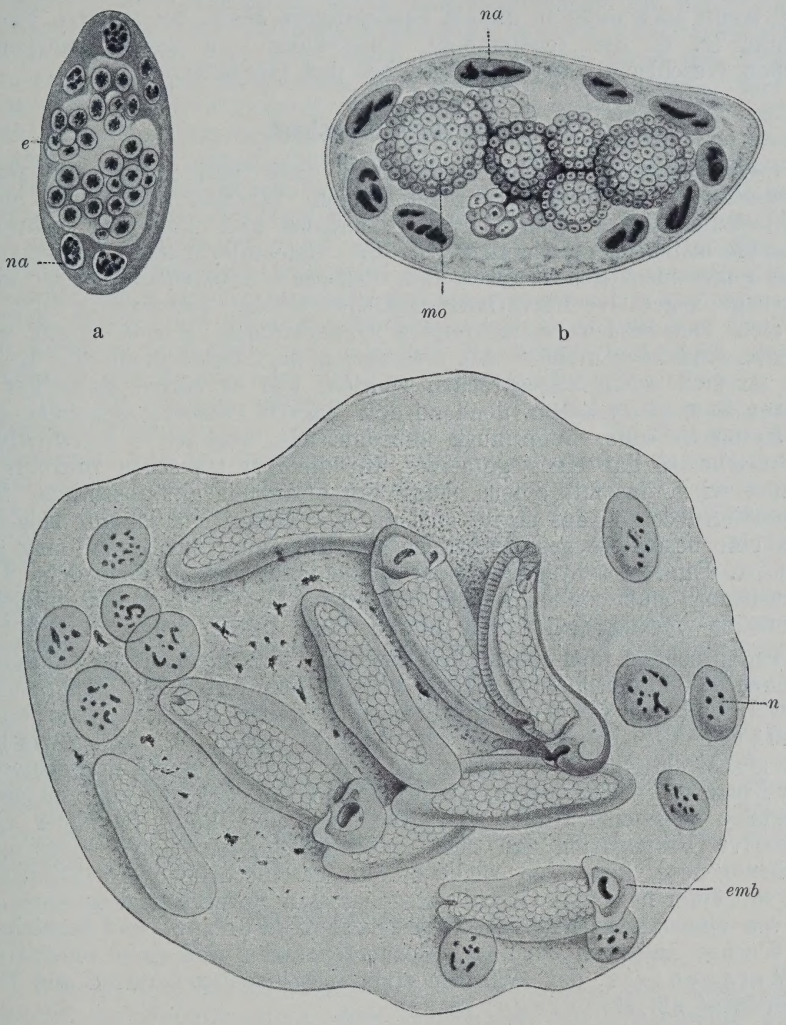


Abb. 297. Keime von *Polygnotus minutus* im embryonalen Gewebe eines Schmetterlings. a Außen Amnion mit sog. Paranukleen (*na*), innerlich der Keim mit embryonalen Kernen *e*, in vegetativer Teilung begriffen. b Die Keime im Morulastadium (*mo*), *na* Paranuclei des Amnion. c Die Keime im Embryonalstadium, *emb* Embryonen. Nach Marchal aus Lang.

wie *Polygnotus minutus* und *Encyrtus fuscicollis*, deren Eier in Eier von Schmetterlingen abgelegt werden und sich dort entwickeln. Die Entwicklung vollzieht sich innerhalb eines von dem Keime selbst gebildeten Amnions (Eihülle); in dem Keim findet sich zunächst eine Anzahl embryonaler Kerne (Abb. 297a). Um letztere grenzen sich Plasma-

bezirke ab, und einzelne der embryonalen Zellen treten zu morulaartigen Zellgruppen zusammen, die sich durch Teilung außerordentlich vermehren (Abb. 297 a, b). Auf diese Weise entsteht aus einem einzigen Ei durch vegetative Vermehrung morulaartiger Zellbezirke eine große Anzahl von Embryonen (Abb. 297 c). Ähnliche Erscheinungen sind auch sonst, wenn auch nicht in diesem ausgeprägten Maße, bei anderen Tieren bekannt (z. B. die regelmäßige Entstehung von 4—8 Embryonen gleichen Geschlechts aus einem Ei bei den Gürteltieren).

c) Generationswechsel.

„Als Generationswechsel bezeichnet man ganz allgemein jeden periodischen oder auch unregelmäßigen Wechsel zwischen einer geschlechtlich sich fortpflanzenden Generation und einer oder mehreren ungeschlechtlichen, gleichgültig, ob die ungeschlechtliche Vermehrung durch ungeschlechtliche Einzelzellen (Sporen), unbefruchtete Eier oder vielzellige, vegetative Fortpflanzungskörper erfolgt, gleichgültig auch, ob die sich verschieden vermehrenden Generationen morphologisch verschieden sind oder nicht.“ Als Generation darf dabei nicht eine Keimzelle an sich schon angesprochen werden, wie es einige Botaniker in neuerer Zeit getan haben, denn zu dem Begriff Generation gehört, daß die Keimzelle eine, wenn auch unbedeutende, vegetative Entwicklung durchmacht, so daß ein vegetatives, für die Art typisches Individuum gebildet wird, das mit einem neuen Fortpflanzungsakt abschließt. Ein Generationswechsel, das ergibt sich aus der Definition, ist nur möglich, wenn eine besondere geschlechtliche Fortpflanzung zur Ausbildung gelangt ist. Ein Befruchtungsvorgang an sich genügt dazu noch nicht. Der Befruchtung muß vielmehr eine besondere Geschlechtszellen bildende Generation vorausgehen (siehe hierzu Kap. „Befruchtung“).

Entsprechend den oben besprochenen verschiedenartigen Modifikationen der Fortpflanzung gibt es verschiedene Arten von Generationswechsel, und wir können vor allem zwei Typen unterscheiden: einen primären Generationswechsel, d. i. einen Wechsel zwischen einer geschlechtlichen Generation und einer, die sich durch ungeschlechtliche Einzelzellen, Agameten, fortpflanzt. Wenn dagegen eine sekundär erworbene ungeschlechtliche Fortpflanzung (das kann entweder eine vegetative Propagation im oben gekennzeichneten Sinne oder eine Parthenogenese, also eine rückgebildete geschlechtliche Fortpflanzung sein) mit einer normalen Geschlechtsgeneration abwechselt, dann sprechen wir von einem sekundären Generationswechsel und bezeichnen den Wechsel zwischen einer Geschlechtsgeneration und einer vegetativen als Metagenesis, den zwischen einer Geschlechtsgeneration und Parthenogenese als Heterogonie.

Auch beim primären Generationswechsel können wir zwei Arten unterscheiden. Um das klar zu machen, müssen wir aber etwas weiter ausholen und uns mit gewissen Erscheinungen bekannt machen, deren genauere Darstellung erst im Zusammenhang mit den Befruchtungsvorgängen erfolgen wird. Bei einer Befruchtung verschmelzen zwei Zellen (die Gameten) und ihre Kerne, die die sogenannte haploide (n/2) Chromosomenzahl, eine einfache Chromosomengarnitur, besitzen. Dadurch entstehen in der Zygote diploide Kerne mit der doppelten Chromosomenzahl. Die doppelte Chromosomenzahl muß nun zwischen zwei Befruchtungsvorgängen wieder reduziert, auf die halbe zurück-

gebracht werden. Das geschieht durch die sogenannten Reife- oder Reduktionsteilungen. Die Reduktion findet bei einem Teil der Organismen sofort in der Zygote statt (zygotische Reduktion nach Wilson). Alle vegetativen Individuen, auch wenn sie sich inzwischen ungeschlechtlich fortpflanzen, haben dementsprechend die halbe Chromosomenzahl, es sind sogenannte Haplobionten oder Haplonten. Reine Haplonten sind viele Algen und Pilze und unter den Protozoen die Coccidien und Gregarinen. Bei den vielzelligen Tieren, aber auch schon bei vielen Protozoen (Rhizopoden, Infusorien) findet die Reduktionsteilung erst bei den letzten Gametenteilungen einer Geschlechtsgeneration statt (gametische Reduktion nach Wilson). Alle vegetativen Formen, ungeschlechtliche wie geschlechtliche, sind hier diploid, es sind Diplonten. Bei den Haplonten ist nur eine Zelle, die Zygote, diploid, bei den Diplonten nur eine, die Gamete, haploid. Es gibt hier keine diploide oder haploide Generation und somit keinen Generationswechsel zwischen einer agamen diploiden und einer gametischen haploiden Generation, sondern nur einen Kernphasenwechsel, wie man den Wechsel zwischen diploider und haploider Kernphase bezeichnet, der entweder in der Zygote oder bei der Gametenreifung stattfindet.

Bei der weitaus größten Zahl von pflanzlichen Organismen, von gewissen Algengruppen an aufwärts, bei Moosen, Farnen und Blütenpflanzen ist nun die Reduktionsteilung an eine agame Cytogonie zwischen zwei Befruchtungsvorgängen gebunden (intermediäre oder sporische Reduktion nach Wilson). Hier ist also ein Generationswechsel mit einem Kernphasenwechsel aufs engste verknüpft. Aus der Zygote geht eine ungeschlechtliche diploide Generation hervor, in der Regel als Sporophyt bezeichnet, der sich durch Agamogonie fortpflanzt. Die daraus hervorgegangenen Sporen sind, weil bei derselben die Reduktion stattfindet, haploid und aus ihnen entsteht eine haploide Geschlechtsgeneration, der Gametophyt, der die Geschlechtszellen bildet. Man nennt diesen Generationswechsel den antithetischen Generationswechsel im Gegensatz zu dem homologen Generationswechsel, der sich entweder in einer reinen Haplophase zwischen einer ungeschlechtlichen haploiden und einer geschlechtlichen haploiden Generation oder in einer reinen Diplophase zwischen einer ungeschlechtlichen diploiden und einer geschlechtlichen diploiden Generation abspielt.

1. Primärer Generationswechsel.

α) Homologer Generationswechsel.

Überall dort, wo bei Protozoen und Thallophyten eine eigentliche geschlechtliche Fortpflanzung, eine Gamogonie, zur Ausbildung gelangt ist, gibt es auch einen primären Generationswechsel, da in all diesen Fällen ja außerdem noch die asexuelle Vermehrung vorhanden ist. Dabei ist es völlig gleichgültig, ob es sich um reine Haplonten oder reine Diplonten handelt. Dieser primäre homologe Generationswechsel ist zunächst vollkommen fakultativ, und die sich verschieden fortpflanzenden Generationen können morphologisch gleich oder verschieden sein. Wie wir im physiologischen Abschnitt genauer sehen werden, läßt sich hier die Bildung der Geschlechtsgeneration in der Regel durch besondere äußere Bedingungen in vielen Fällen jederzeit auslösen oder aber völlig ausschalten, und zwar dadurch, daß man die Milieubedingungen mög-

lichst konstant hält, so daß die wirksamen Bedingungen nicht auftreten. Andererseits gelingt es aber auch, bei einigen Formen die agamen Generationen völlig auszuschalten, das heißt die aus der Zygote sich entwickelnde Generation sofort wiederum zur geschlechtlichen Fortpflanzung zu zwingen.

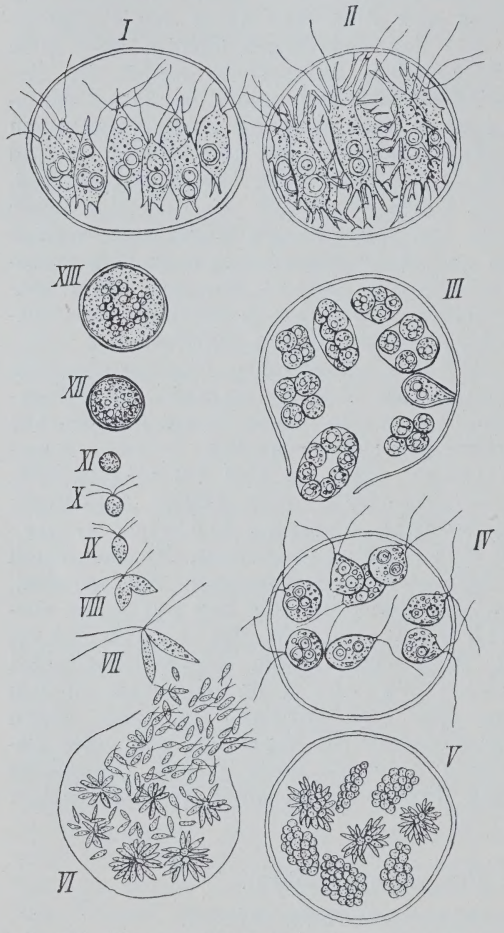


Abb. 298. Zeugungskreis von *Stephanosphaera pulvialis* Cohn. I—III Agamogonie, IV—VI Gamogonie, VII—XI Kopulation, XII—XIII Wachstum der Zygote. Im Anschluß nach Hieronymus aus Hartmann.

Als Beispiel eines rein fakultativen homologen Generationswechsels eines Haplonten sei derjenige der Volvocinee *Stephanosphaera* (Abb. 298) hier geschildert. Aus der Zygote, in der die Reduktion stattfindet, entsteht zunächst eine junge *Stephanosphaera*-Kolonie (haploid [I]). Dieselbe pflanzt sich nun in der Regel vielmals hintereinander durch agame Cytogonie fort [III]. Unter gewissen Bedingungen hört sie auf, und die Vermehrung vollzieht sich nun durch Bildung von Gameten, die paarweise miteinander kopulieren und dann wiederum die Zygote bilden [IV—XII]. Solch ein rein fakultativer homologer Generationswechsel findet sich aber auch bei Diplonten, z. B. bei den Sonnentierchen *Actinophrys* und *Actinosphaerium*.

Für Protozoen, wie Foraminiferen und Sporozoen erscheint dagegen der Generationswechsel im wesentlichen festgelegt[1]). Er ist nicht mehr fakultativ, sondern normalerweise obligatorisch und außerdem mit mehr oder minder weitgehenden morphologischen Änderungen der Individuen wie ihrer Fortpflanzung verbunden. So pflanzt sich nach Schaudinn bei *Trichosphaerium sieboldi* (Abb. 299) die aus der Zygote entstehende, durch einen Stäbchenbesatz ausgezeichnete ungeschlechtliche Form (Agamont) durch amöboide Agameten fort (I—III), die sich in der Regel zu gametenliefernden Geschlechtsformen entwickeln (IV—VIII). Durch die Kopulation der geißeltragenden Gameten entsteht wieder die Zygote (IX—XIII), worauf der Kreislauf von neuem beginnt. Sowohl die ungeschlechtliche wie die Geschlechtsform kann sich daneben gleichzeitig

1) Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß noch keine dieser Formen in dieser Hinsicht experimentell geprüft worden ist.

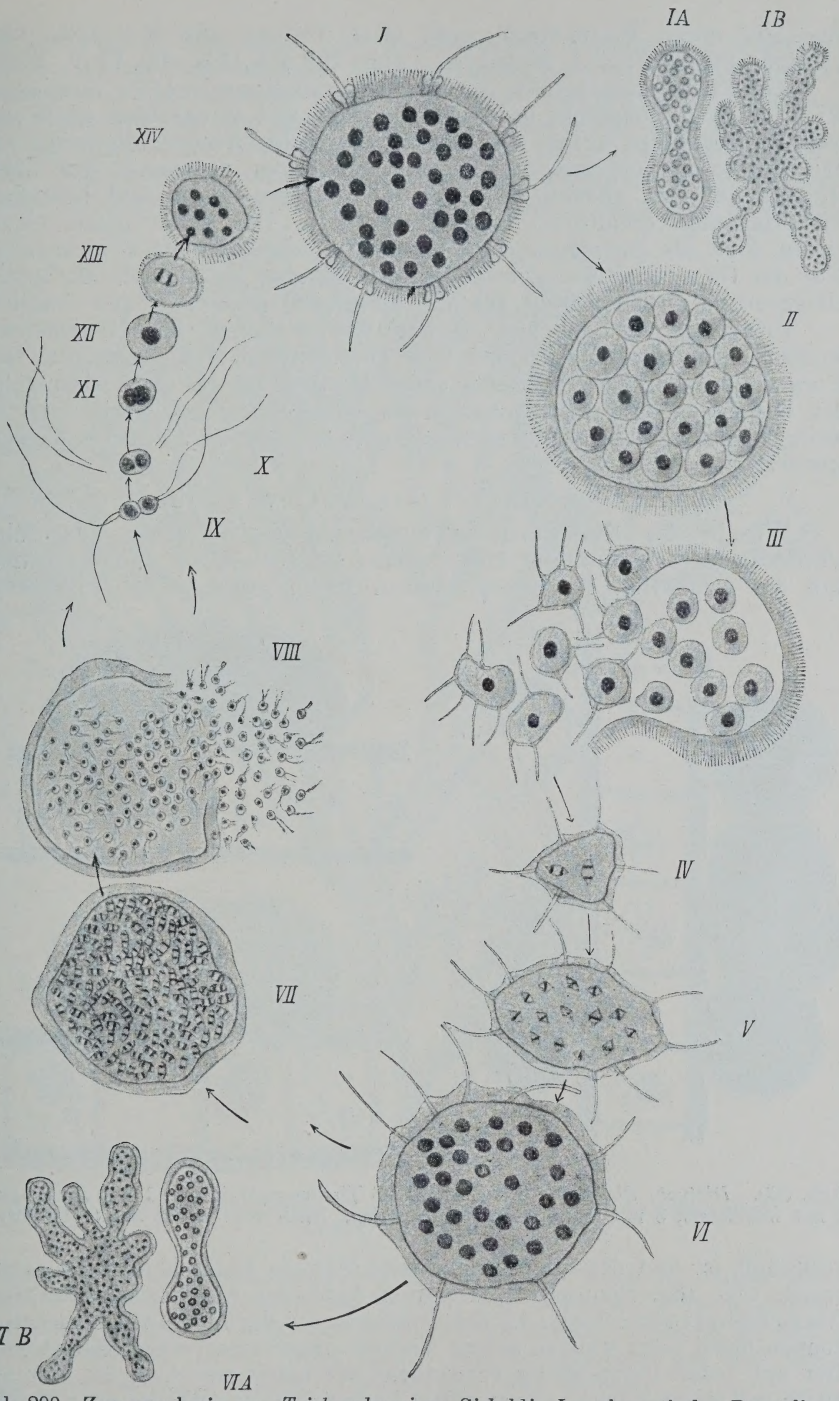


Abb. 299. Zeugungskreis von *Trichosphaerium Sieboldi*. In schematischer Darstellung. I—III agame Generation, IV—VI Entwicklung des Gamonten, VII—VIII Gametenbildung, IX—XII Kopulation und Bildung der Zygote, XIII—XIV Entwicklung des Agamonten. IA und IB, IIA und VIB vegetative Vermehrung des Agamonten und Gamonten. Nach Schaudinn aus A. Lang.

vegetativ durch Plasmotomie (und zwar Teilung und Knospung vielkerniger Plasmastücke) vermehren (Abb. 299 IA, IB und VIA, VIB).

Als streng obligatorisch gilt der Generationswechsel der Sporozoen. Hier hat sich außerdem bei den Coccidien und Gregarinen noch eine weitere, besondere agame Generation ausgebildet, indem die erste aus der Zygote hervorgegangene agame Generation, die meist der Übertragung auf den anderen Wirt dient, besondere Form und besondere Fortpflanzungsverhältnisse angenommen hat. Die erste agame Generation wird als Sporogonie bezeichnet, die folgenden als Schizogonien. Nur der Generationswechsel der Gregarinen aber ist wirklich als streng obligatorisch zu betrachten, für alle übrigen Sporozoen ist dies fraglich.

Prinzipiell die gleichen Verhältnisse bezüglich des Generationswechsels finden sich auch bei den Thallophyten. Im Gegensatz zum Formwechsel der Foraminiferen und Sporozoen ist die Generationsfolge bei Grünalgen und Oomyceten meist vollkommen fakultativ und im weitgehendsten Maße von Außenbedingungen abhängig. Näheres darüber später.

β) Antithetischer Generationswechsel.

Wie in der Einleitung zu diesem Abschnitte schon ausgeführt wurde, ist der antithetische Generationswechsel dadurch gekennzeichnet, daß die Reduktion mit einer agamen Fortpflanzung (Sporenbildung)

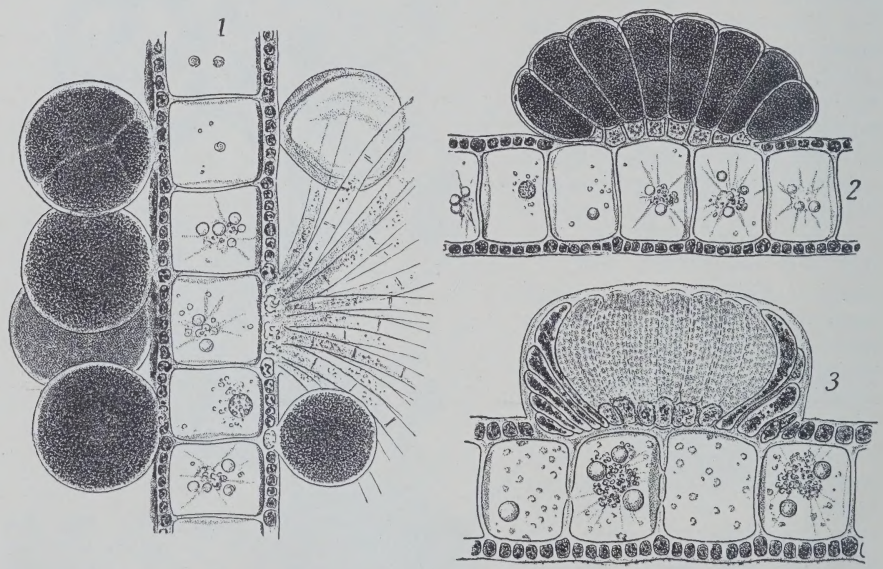


Abb. 300. *Dictyota dichotoma* Thuret. 1—3 Thallusquerschnitte, 1 mit Sporangien, 2 mit weiblichen, 3 mit männlichen Gametangien. Nach Williams aus Oltmanns.

verknüpft ist und dementsprechend eine diploide ungeschlechtliche Generation (der sog. Sporophyt) mit einer haploiden Geschlechtsgeneration (Gametophyt) abwechselt. In der diploiden wie der haploiden Generation können dabei noch weitere agame Vermehrungsformen eingeschaltet sein. Der mit jeder Befruchtung verbundene Kernphasenwechsel ist hier zugleich mit einem Generationswechsel verbunden. Die Diplo- oder Haplophase beschränkt sich nicht auf eine Zellgeneration, die Zygote oder die Gameten, sondern eine ganze agam sich fortpflanzende Pflanze ist

zugleich diploid, und eine sich geschlechtlich vermehrende zugleich haploid. Dieser antithetische Generationswechsel ist in der Regel obligatorisch, da normalerweise mit der bestimmten Agameten- oder Sporenbildung die Reduktionsteilung verbunden ist. Er findet sich, von Braun- und Rotalgen angefangen, bei einer großen Anzahl von Pilzen (Zygomyceten, Ascomyceten, Uredineen, Basidiomyceten), ferner in seiner typischen Ausbildung bei Moosen und Farnen, wo er durch

Abb. 301 a. *Cutleria multifida.* a Älteres *Aglaozonia*-Stadium (Sporophyt). Nach Oltmanns.

die klassischen Untersuchungen von Hofmeister entdeckt wurde, bis herauf zu den Blütenpflanzen, bei welchen aber bekanntlich die haploide Geschlechtsgeneration stark reduziert und gleichsam versteckt ist und kein selbständiges Leben mehr führt. Wir beschränken uns auf die Schilderung einiger Beispiele (Phäophyceen und Moose).

Der agame diploide Sporophyt und der haploide Gametophyt der Braunalge *Dictyota dichotoma* ist äußerlich völlig gleich gestaltet. Die agame diploide und die geschlechtliche haploide Generation

unterscheiden sich, abgesehen von der verschiedenen Chromosomenzahl, nur dadurch, daß die erste unbewegliche Tetrasporen liefert, bei deren Bildung sich die Reduktion vollzieht, während die Geschlechtspflanzen Oogonien oder Antheridien, in welchen kleine begeißelte Spermatozoiden zur Ausbildung kommen, hervorbringen (Abb. 300). Stets

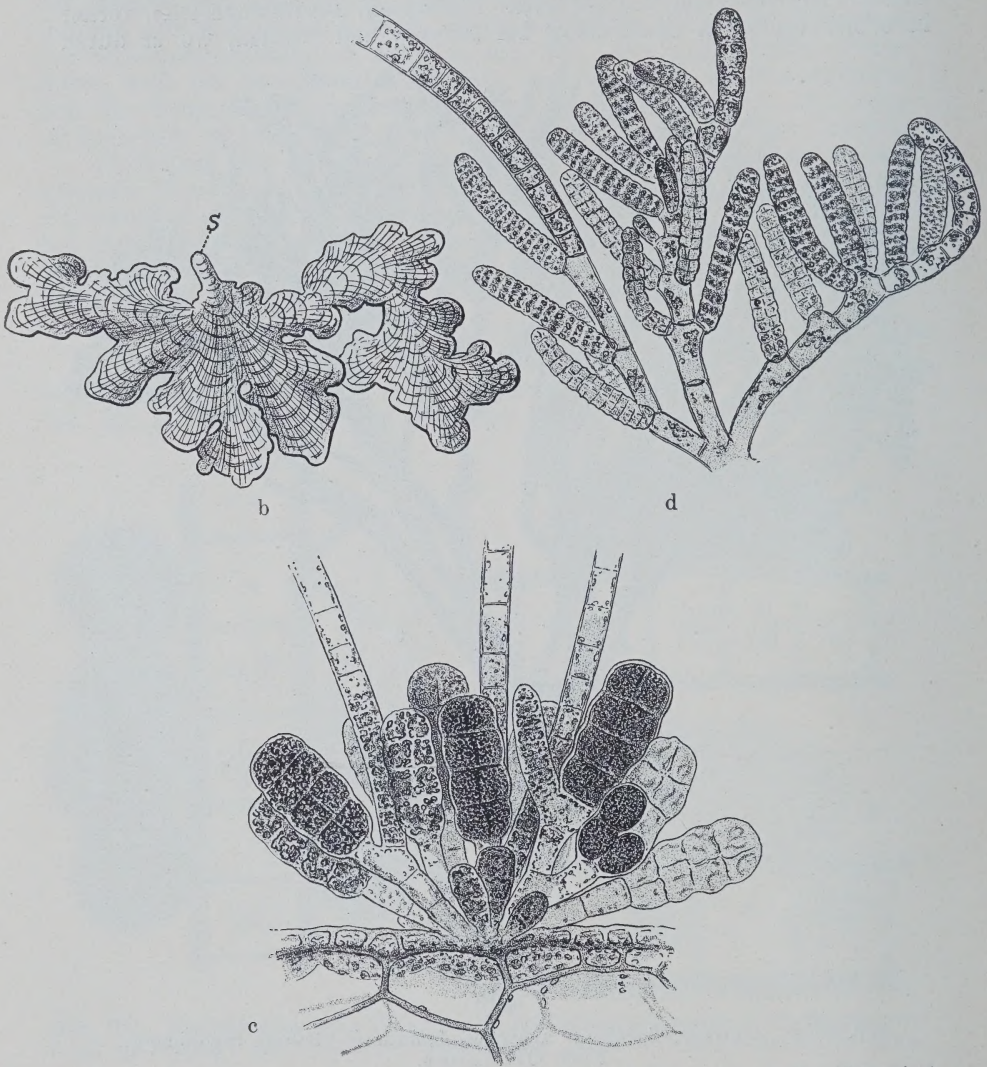


Abb. 301 b—d. *Cutleria multifida.* b Gametophyt, c weibliche Gametangien (Oogonien), d männliche Gametangien. Aus Oltmanns.

geht die eine Generation aus der anderen hervor, wie Hoyt auch durch Kultur bewiesen hat.

Bei den Cutleriaceen ist die ungeschlechtliche sporenliefernde Generation von der gametenbildenden auch morphologisch ganz verschieden. Die erste wurde, ehe der genetische Zusammenhang bekannt war, als besondere Gattung *Aglaozonia* bezeichnet (Abb. 301 a). Nach Yama-

nouchi findet bei der Zoosporenbildung der *Aglaozonia* die Reduktion statt (siehe Abb. 275 S. 329). Die *Aglaozonia* ist ein diploider Sporophyt, und aus ihren Sporen entsteht der haploide Gametophyt, die *Cutleria*-Pflanze (Abb. 301b). Die von dieser gelieferten Anisogameten geben nach der Befruchtung wieder die diploide *Aglaozonia*. In Neapel ist der antithetische Generationswechsel von *Cutleria* nach den Untersuchungen von Yamanouchi ein obligatorischer; das trifft jedoch nicht für andere Fundorte dieser Braunalge zu, wie Beobachtungen im Freien, sowie Zuchtversuche von Kuckuck (Helgoland), Church (Plymouth) und Sauvageau (Bordeaux) gezeigt haben. Aus *Aglaozonia*-Sporen können an diesen Örtlichkeiten nämlich nicht nur geschlechtliche *Cutleria*-Pflanzen entstehen, sondern wiederum auch ungeschlechtliche *Aglaozonia*-Formen, und ebenso umgekehrt aus den Gametophyten die eine und die andere Form. Der eigentliche Generationswechsel, der mit einem ausgeprägten Polymorphismus der Generationen verbunden ist, scheint somit nicht streng obligatorisch an den Kernphasenwechsel geknüpft zu sein, wie man ursprünglich annahm. Hier sind weitere Untersuchungen zur Aufklärung notwendig.

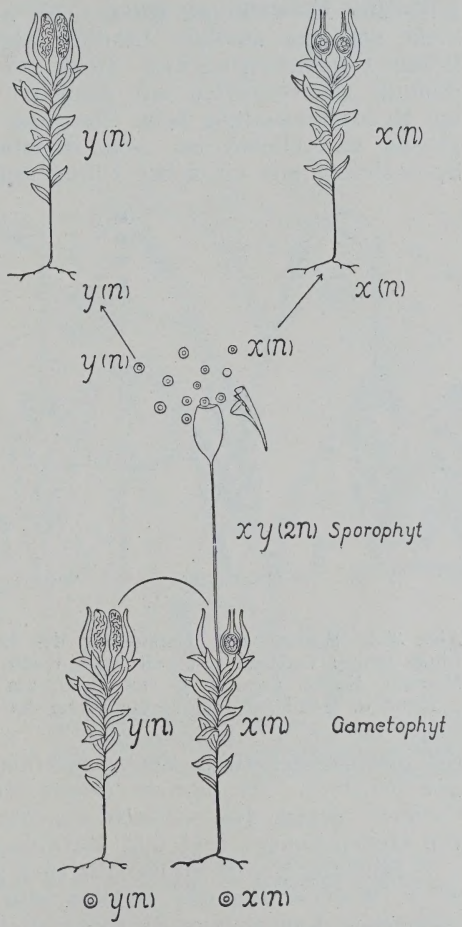


Abb. 302. Schematische Darstellung des Generationswechsels eines getrenntgeschlechtlichen Mooses. *y(n)* männliche, *x(n)* weibliche haploide Pflanze, *xy(2n)* gemischtgeschlechtlicher diploider Sporophyt. *x* bedeutet ♀, *y* ♂, *xy* doppeltgeschlechtlich, *n* haploider, *2n* diploider Zustand. Aus Morgan.

Bei Moosen und Farnen ist der Generationswechsel in etwas anderer Weise ausgebildet. Aus den haploiden Sporen eines Mooses (Abb. 302) entwickeln sich verzweigte Fäden, das sog. Protonema, an welchem die beblätterten Moosstämmchen in größerer Zahl zur Ausbildung gelangen. Sie stellen die haploide Geschlechtsgeneration dar, indem von ihnen bei monöcischen Arten Archegonien mit je einer Eizelle und Antheridien mit zweigeißeligen Spermatozoiden gebildet werden, während diöcische Arten nur je ein Geschlecht zur Ausbildung bringen. Aus dem Kopulationsprodukt entwickelt sich ein mehrzelliger Körper, der das Archegon zerreißt und zu dem Sporogon auswächst. Es ist die diploide ungeschlechtliche Generation (Sporophyt), die in der kompliziert gebauten Kapsel die Moossporen erzeugt, deren letzte Teilungen die Reduktionsteilungen sind.

Bei den Farnen ist die dem Sporogon homologe ungeschlechtliche Generation die eigentliche Farnpflanze, während der Gametophyt nur das schon etwas rückgebildete Farnprothallium darstellt. Bei Moosen ist also die haploide Geschlechtsgeneration stärker ausgebildet, während umgekehrt bei den Farnen die diploide ungeschlechtliche Generation eine stärkere Entwicklung erfahren hat.

Obgleich im allgemeinen Moose und Farne den obligatorischen antithetischen Generationswechsel aufweisen, indem aus den Sporen stets die haploide Geschlechtsform, aus der Zygote der diploide Sporophyt zur Entwicklung gelangt, so handelt es sich trotzdem offenbar nicht um eine absolute Bindung von Kernphasenwechsel und eigentlichem Generationswechsel. Denn bei manchen Farnen kommen sowohl diploide Gametophyten mit doppelter Chromosomengarnitur vor, indem die Reduktionsteilung beim Übergang vom Sporophyten in den Gametophyten unterblieben ist (sog. diploide Apogamie), als auch haploide Sporophyten mit einfacher Chromosomengarnitur, indem haploide Eier

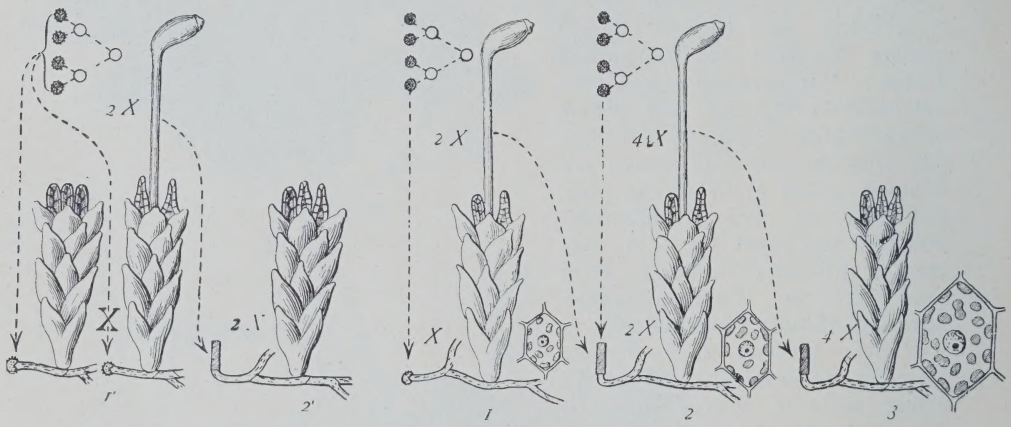


Abb. 303. Schematische Darstellung der Ergebnisse der Marchalschen Versuche. Linke Reihe: Versuche mit zwittrigen, rechte Reihe: Versuche mit eingeschlechtlichen Moosen. Rechts daneben je eine Zelle, um die mit der Chromosomenverdoppelung Hand in Hand gehende Verdoppelung der Zellgröße zu zeigen. Aus Claussen.

sich parthenogenetisch entwickeln (haploide Parthenogenesis) (Farmer und Digby). Das spricht ebenso wie die oben erwähnten Fälle bei *Cutleria* gegen den vielfach angenommenen kausalen Zusammenhang von Generationswechsel und Kernphasenwechsel.

Derselbe Schluß ergibt sich auch aus den Versuchen von Marchal, F. v. Wettstein und anderen, die künstlich, experimentell bei verschiedenen Laubmoosen Sporophyten zu aposporer Entwicklung bringen konnten, so daß diploide Gametophyten entstanden. Legt man junge zerschnittene Sporophyten von Moosen feucht, so wachsen Zellen aus dem diploiden Sporophyten zu einem ebenfalls diploiden Protonema aus, welches im Gegensatz zu dem normalen Gametophyten als apospor bezeichnet werden kann. Zwittrige wie getrenntgeschlechtliche Arten bilden dabei beiderlei Geschlechtsorgane (Abb. 303). Da die Gameten die diploide Chromosomenzahl besitzen und eine normale Befruchtung möglich ist, so entwickeln sich aus den Zygoten tetraploide Sporophyten, die wiederum normale Sporen mit Reduktionsteilungen bilden. Da aber die Chromosomenzahl auf das Vierfache erhöht ist, so erhalten auch die

Sporen (Gonen) nun bei der normalen Fortpflanzung diploide Chromosomensätze und man kann auf diese Weise die diploiden Gametophyten dauernd weiter erhalten. Durch Zerschneidung der tetraploiden Sporophyten gelingt es auch, tetraploide Moospflanzen und oktoploide Sporophyten zu erzielen (Abb. 303).

2. Sekundärer Generationswechsel.

Als sekundären Generationswechsel haben wir jene Art von zyklischer Fortpflanzung bezeichnet, bei der eine geschlechtlich sich fortpflanzende Generation nicht mit einer primären agamen Zellfort-

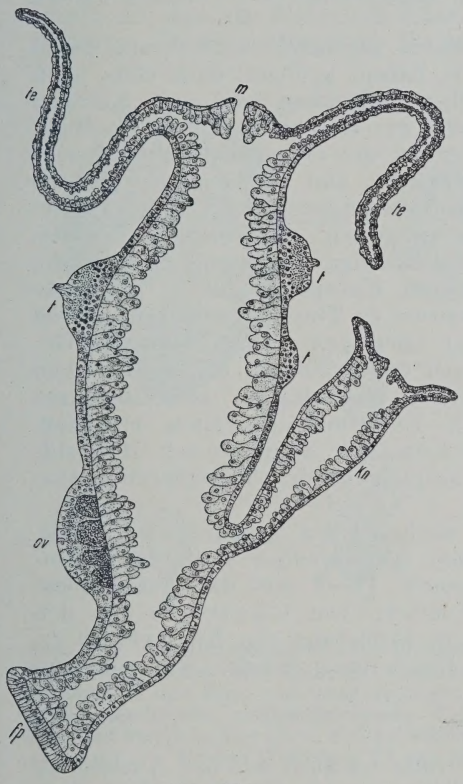


Abb. 304.

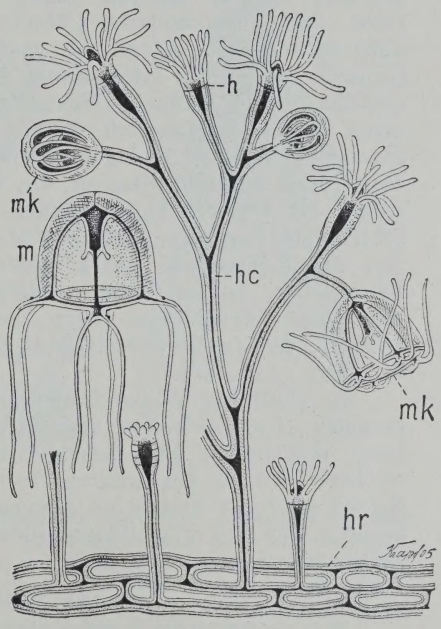


Abb. 305.

Abb. 304. Längsschnitt einer in Knospung und geschlechtlicher Fortpflanzung befindlichen *Hydra*. *fp* Fußplatte, *kn* Knospe, *m* Mundöffnung, *ov* Ovarium, *t* Hoden, *te* Tentakel. Aus Korschelt.

Abb. 305. Hydroidenstöckchen (*Bougainvillea*). Von der Hydrorhiza (*hr*) ausgehend Hydranthen (*h*) und Hydrocaulus (*hc*), an diesem außer den Hydranthen (*h* Polypen) Medusenknospen (*mk*) und eine junge freigewordene Meduse (*m*). Nach Allmann aus Lang.

pflanzung, sondern mit einer sekundär erworbenen, ungeschlechtlichen Vermehrung oder einer rückgebildeten geschlechtlichen Fortpflanzung, also einer Parthenogenesis abwechselt. Die erste Art des sekundären Generationswechsels wird als Heterogonie, die letzte als Metagenesis bezeichnet.

α) Metagenesis.

Überall dort, wo im Tierreich vegetative Vermehrung durch Teilung, Knospung usw. vorkommt, gibt es auch die Möglichkeit einer Metagenesis. Die vegetative Vermehrung kann zwar die einzige Fortpflanzungsform eines tierischen Organismus sein, wie es für gewisse Pflanzen sicher nachgewiesen ist; in der Regel folgt aber auf eine größere oder geringere Anzahl von vegetativen Fortpflanzungsweisen (ausgelöst durch veränderte Außenbedingungen) wieder eine geschlechtliche Generation. Metagenesis wird vor allen Dingen bei Cölenteraten, Würmern, Bryozoen und Tunicaten angetroffen. Wir bringen einige wenige Beispiele:

Bei unseren Süßwasserpolypen, deren vegetative Vermehrung durch Knospung wir oben schon geschildert haben, kommen doch stets auch Geschlechtsindividuen vor, ja dieselben Individuen, die erst Knospen gebildet haben, können dann noch zu Geschlechtsformen werden (Abb. 304). Bei anderen Cölenteraten ist der Generationswechsel noch ausgesprochener, indem die geschlechtliche und die ungeschlechtliche Generation, die hier miteinander abwechseln, zugleich tiefgreifende Unterschiede in der ganzen Organisation aufweisen. Die meisten Cölenteraten bilden bekanntlich durch unvollständige Knospung Stöcke, die ihrerseits in verschiedener Weise durch Knospung ähnlich gestaltete Individuen entstehen lassen, die wiederum zu Tierstöcken heranwachsen (Abb. 305*hr, h*). Doch können aber auch aus solchen Knospen Geschlechtsformen entstehen, die Medusen (Abb. 305*mk, m*), die eine von den Hydroidpolypen stark abweichende Organisation aufweisen, ein Einzelleben führen und schließlich Eier und Spermien erzeugen. Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich dann wieder Hydroidpolypen, die durch unvollständige Knospung zu den Tierstöckchen auswachsen (Abb. 305).

In ähnlicher Weise findet sich auch bei den Anneliden ein Generationswechsel zwischen vegetativ sich vermehrenden Individuen (Teilung, Knospung) und Geschlechtsformen. Diese Art des Generationswechsels wurde bekanntlich von Adalbert von Chamisso bei den Salpen entdeckt und seine allgemeinere Bedeutung von Stenstrup erkannt. Auf die Physiologie dieser Erscheinung werden wir noch zurückkommen.

β) Heterogonie.

Wie mit der vegetativen Vermehrung ist auch mit der Ausbildung einer Parthenogenesis im Tier- und Pflanzenreich die Möglichkeit eines sekundären Generationswechsels gegeben. Doch kommt hier nicht nur bei parthenogenetischen Pflanzen, bei denen das die Regel ist, sondern auch bei parthenogenetischen Tieren nicht so selten der Fall vor, daß mit dem Erwerb dieser sekundären, eingeschlechtlichen Vermehrungsart zugleich die zweigeschlechtliche Fortpflanzung völlig in Wegfall gekommen ist (s. S. 343 f.). Vielfach ist aber auch mit der Ausbildung einer parthenogenetischen Vermehrungsform zugleich ein Wechsel mit normaler geschlechtlicher Fortpflanzung verbunden, somit kommt es zu einem Generationswechsel, einer Heterogonie. Während im einfachsten Falle zwischen den normal sexuellen Weibchen und den parthenogenetischen Weibchen im Bau und der ganzen Organisation keine Unterschiede (Rotatorien) vorhanden sind, hat sich bei einer Reihe von Tiergruppen, speziell Insekten, mit der Ausbildung der parthenogenetischen Vermehrung zugleich eine weitgehende Veränderung in Bau und

Lebensweise der parthenogenetischen Weibchen, manchmal auch der bisexuellen Geschlechtsformen, herausgebildet. Diese Unterschiede können zunächst nur gering sein, z. B. nur in kleineren und größeren Veränderungen des Genitalapparates bestehen, die bedingt sind durch den Ausfall der Begattung (z. B. Cladoceren). Es kann aber auch die ganze Organisation und Lebensweise tiefgreifende Veränderung erfahren. Am ausgesprochensten finden wir dies bei Gallwespen und Blattläusen. An dem Beispiel der Reblaus sei ein solcher Fall etwas eingehender geschildert (Abb. 306).

Die Reblaus stammt offenbar von einem ursprünglich geflügelten Insekt ab, das am Weinstock lebte und aus den Säften desselben sich ernährte. Solche geflügelten Weibchen, und zwar mit parthenogene-

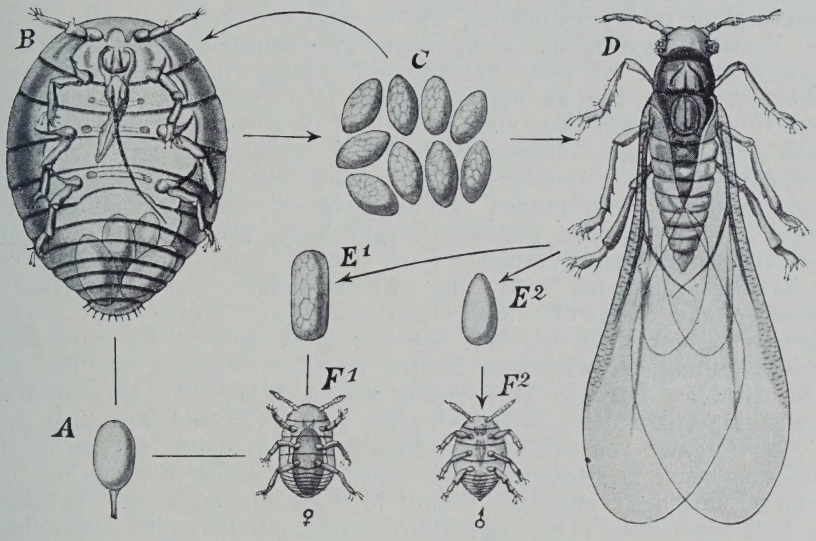


Abb. 306. Fortpflanzungszyklus der Reblaus (*Phylloxera vastatrix*). A das befruchtetete Ei; B die daraus hervorgehende ungeflügelte parthenogenetisch sich fortpflanzende Reblaus; C ihre Eier, aus denen zunächst, wie der obere Pfeil andeutet, wieder ebensolche ungeflügelte, parthenogenetische Weibchen (D) entstehen; diese erzeugen männliche und weibliche Eier (E^1 u. E^2), aus welchen die Geschlechtsgeneration sich entwickelt. F^1 das Weibchen, F^2 das Männchen. Aus Weismann.

tischer Vermehrung, finden sich auch heute noch. Die Mehrzahl der parthenogenetischen Formen sowie die zweigeschlechtlichen Formen haben aber ihre Flügel verloren und auch sonst weitgehende Umbildungen erfahren. Aus den befruchteten Dauereiern (A) gehen im Frühjahr flügellose Weibchen hervor (B), die parthenogenetische Eier legen, aus denen wieder ungeflügelte, parthenogenetische Weibchen entstehen, die sich oberirdisch vom Safte des Weinstockes ernähren. Diese Vermehrung kann sich mehrfach wiederholen. Dabei werden gleichfalls parthenogenetische und flügellose, aber im Bau etwas verschiedene Weibchen gebildet, die unterirdisch an den Wurzeln leben, wo sie knollige Anschwellungen hervorrufen. Am Ende des Sommers entwickeln sich aus den an den Wurzeln lebenden parthenogenetischen Eiern geflügelte Weibchen, welche wiederum parthenogenetische Eier ablegen, aber zweierlei Sorten, größere, aus denen Weibchen werden,

und kleinere, die sich zu Männchen entwickeln. Sie werden daher als Sexupaare bezeichnet. Männchen und Weibchen sind beide wieder flügellos, zeigen auch sonst rückgebildete Organisation, indem der Darm verkümmert ist und sie keine Stechrüssel besitzen. Sie leben nur sehr kurz und gehen bald nach der Begattung zugrunde. Jedes Weibchen legt nur ein überwinterndes Ei unter die Rinden des Weinstockes ab.

3. Physiologie und Theorien der Fortpflanzung.

Unsere Kenntnisse von der Physiologie der Fortpflanzung sind noch außerordentlich gering. Die Forschung steht hier noch am Anfange; herrscht selbst doch noch kaum darüber Klarheit, was das eigentliche Wesen der Fortpflanzung ausmache, ob sie nur als einfacher Vermehrungsvorgang zu betrachten sei, wie es zunächst erscheint, oder ob mit dem Vermehrungsvorgang nicht zugleich wesentliche Regulationsprozesse, wenn man so will, Verjüngungsvorgänge der ganzen Systeme verbunden seien. Um zu einer wirklich physiologischen Fragestellung für die Probleme, die diese vielseitigen und verwickelten Lebensvorgänge bieten, zu gelangen, müssen wir daher zunächst einmal Klarheit darüber zu gewinnen suchen, was das wesentliche, das prinzipielle Phänomen in der äußerst großen Mannigfaltigkeit von Erscheinungen ist. Unsere im Vorstehenden gegebene vergleichende Betrachtung der Fortpflanzung im ganzen Organismenreich hat uns nun schon gezeigt, daß als das ursprüngliche, weil allen Erscheinungen einzig gemeinsame Phänomen die einfache Zweiteilung einer Zelle resp. eines Kernes zu betrachten ist. Wir haben gesehen, daß bei Protisten schon die Kernteilung der wichtigste Schritt zur Fortpflanzung ist, und daß es im Hinblick auf das Vorkommen monoenergider und polyenergider Formen innerhalb der gleichen Gruppe, ja bei ein und derselben Art, als ein Vorgang von sekundärer Bedeutung anzusehen ist, wenn die Zellteilung erst nachträglich nach einer mehrfachen Vermehrung der Kerne (Energiden) einsetzt. Damit in Einklang steht die Tatsache, daß man experimentell monoenergide Formen mit normaler Zweiteilung in polyenergide mit multipler Vermehrung überführen kann.

Unter diesen Gesichtspunkten ist auch die Frage nach den Ursachen und Bedingungen der eigentlichen Fortpflanzung (Zellteilung) der polyenergiden vielkernigen Protisten die sekundäre und muß in die Frage umgekehrt werden: Wie kommt es, daß eine Kernteilung nicht sofort von einer Fortpflanzung gefolgt wird, sondern zunächst ein Entwicklungsvorgang deren Stelle einnimmt, oder daß gar manche (die somatischen) Kerne, ihrer ursprünglichen Fähigkeit, der Fortpflanzung und Vermehrung, ganz verlustig gehen? Diese Fragen gehen somit schon bei Protisten über das Fortpflanzungsproblem als solches hinaus; es sind eigentlich Fragen der Entwicklungsphysiologie.

Was uns schon bei Protisten und Thallophyten entgegentritt, wenn auch in geringerem Grade, das beherrscht das Fortpflanzungsgeschehen der höheren Tiere und Pflanzen vollkommen. Die Erscheinungen der eigentlichen Fortpflanzung, die hier in der Isolierung einzelner Zellen oder Zellkomplexe aus dem Gesamtorganismus bestehen, haben sich von dem „Urphänomen“ derselben völlig losgelöst. Es handelt sich hier ausgesprochenermaßen um entwicklungsphysiologische Fragen von viel komplexerer Natur, indem die Zellteilungen zunächst ganz der Ontogenie untergeordnet erscheinen. Unsere vergleichend-morphologische Darstellung hat versucht, diese Zusammenhänge immer genügend hervortreten

zu lassen; es sei nur noch einmal erinnert an die nachdrücklich hervorgehobene Bedeutung, die wir den Erscheinungen der Keimbahn zugesprochen haben. So wichtig und interessant die Fragen nach der Physiologie der Fortpflanzung der höheren Tiere und Pflanzen sind, so führen sie uns doch nicht an das Grundproblem der Fortpflanzungsphysiologie heran. Denn diese liegt unseres Erachtens in der Frage nach der Ursache der einfachen Zweiteilung der Zelle, sei es nun eine einzellebende Protistenzelle oder eine Gewebs- oder Keimbahnzelle eines höheren Tieres oder einer höheren Pflanze. Am ehesten wird man daher zu allgemeingültigen Vorstellungen über das Wesen und die Ursachen der Fortpflanzung gelangen können, wenn man die einfachen Zweiteilungen der Zellen (vor allem die Mitose) einer Analyse unterzieht. Die Theorie der Fortpflanzung muß daher die Analyse der einfachen Kern- und Zellteilung, das Grundproblem aller Fortpflanzungsphysiologie, in den Vordergrund ihrer Betrachtung rücken.

Weiterhin hat sich natürlich die Physiologie der Fortpflanzung auch mit den äußeren und inneren physiologischen Bedingungen des Eintritts der Fortpflanzung, also ihren Ursachen, zu beschäftigen, besonders wenn mehrere verschiedene Fortpflanzungsweisen für einen Organismus vorliegen. Auf diesem Gebiete sind vor allem die Untersuchungen von Klebs grundlegend, die er während vieler Jahre an niederen und höheren Pflanzen eingehend durchgeführt hat. Wenn auch Klebs das Grundproblem der Fortpflanzung, die eigentliche Zweiteilung, die er als einfaches Wachstum ansprach, nicht in seine Untersuchungen einbezogen hat, so verdanken wir ihm doch die wesentlichsten Anregungen und Fortschritte hinsichtlich der Physiologie der Fortpflanzung, und es ist dringend erwünscht, daß sein Beispiel auch in der tierischen Fortpflanzungsphysiologie mehr Nachahmung finden möge.

Als letzte Problemgruppe sei in diesem Zusammenhang noch die Frage nach den Wirkungen und Folgen der Fortpflanzung behandelt, eine Frage, die zugleich das Verhältnis des physiologischen Todes resp. Alterns zur Fortpflanzung betrifft. Es handelt sich vor allem um das Problem der sog. potentiellen Unsterblichkeit sowie die Frage, ob und wiefern die Fortpflanzung eine Verjüngung des alternden Systems bedeutet.

a) Physiologie der Zweiteilung der Zelle.

Bei der Analyse der Zellteilung, des Grundphänomens der Fortpflanzung, sind zwei ganz verschiedene Fragen zu unterscheiden. Einmal die Frage nach den eigentlichen Ursachen der Teilung, d. h. nach den Faktoren, die bewirken, daß die Zelle sich teilt, und dann die Frage, welcher Mittel sich die Zelle bedient, um die Kern- und Zellteilung durchzuführen: die Frage nach dem Kern- und Zellteilungsmechanismus. Die erste Frage, die sich auf das Verhältnis von Wachstum und Teilung bezieht, ist das eigentliche Grundproblem der Fortpflanzungsphysiologie. Sie ist bisher in der biologischen Literatur nur in verhältnismäßig geringem Umfange in Angriff genommen worden. Doch gehören zu demselben Fragenkomplex außer den wenigen tastenden Versuchen, die zuerst von Protozoenforschern (R. Hertwig einerseits, Prowazek, Hartmann und Jollos andererseits) und neuerdings von dem Botaniker Haberlandt in der ausgesprochenen Absicht, diesem Problem näher zu kommen, unternommen wurden, auch die vielen Untersuchungen und Bemühungen, die scheinbar und dem Namen nach nicht einer Frage der

Fortpflanzungs-, sondern einer der Befruchtungsphysiologie gewidmet sind, nämlich alle Untersuchungen über künstliche Parthenogenese. Denn die Parthenogenese der höheren Tiere und Pflanzen, bei denen sie uns als Entwicklungserregung entgegentritt, ist, das ging schon aus unserer Schilderung der Fortpflanzungserscheinungen hervor und wird uns nach Kenntnis der Befruchtungsvorgänge noch deutlicher werden, kein Befruchtungs-, sondern ein Fortpflanzungsproblem; handelt es sich hierbei doch um die Frage, wieso eine überstark herangewachsene, normalerweise teilungsunfähige Zelle wieder fortpflanzungsfähig wird. Es ist also dasselbe Problem wie bei jeder Zellteilung, die Frage nach dem Verhältnis von Wachstum zu Teilung. Die Versuche über experimentelle Parthenogenese müssen daher natürlicherweise im Zusammenhang mit unserem ersten Problem der Fortpflanzungsphysiologie der Zelle ihre Darstellung finden.

Im Gegensatz zu dem Grundproblem der Fortpflanzungsphysiologie, dem bisher verhältnismäßig wenig direkte Bemühungen galten, hat der zweite Fragenkomplex, der sich auf den Mechanismus der Kern- und Zellteilung bezieht, seit sie bereits von Bütschli im Jahre 1876 angeschnitten worden war, eine außerordentlich rege Behandlung erfahren. Doch sind auch hier die einigermaßen gesicherten Ergebnisse bisher gering zu nennen. Es handelt sich bei der Mehrzahl der Arbeiten vorwiegend um mehr oder minder spekulative hypothetische Erklärungsversuche. Obwohl selbstredend enge Beziehungen zwischen den Ursachen sowie der Auslösung der Teilung und dem Mechanismus dieses Vorgangs bestehen, erscheint uns eine getrennte Behandlung der beiden Fragen doch geboten, weil die verschiedenen Tatsachen, welche die Forschung nach den Ursachen und dem Mechanismus zutage gefördert haben, sich vorläufig in keiner Weise zueinander in Beziehung setzen lassen. Wir beginnen mit der Frage nach dem Verhältnis zwischen Wachstum und Zellteilung.

1. Kausalanalyse der Kern- und Zellteilung (einschließlich der künstlichen Parthenogenese).

Richard Hertwig gebührt das Verdienst, als erster dieses Grundproblem theoretisch und experimentell in Angriff genommen zu haben. Ältere Erfahrungen hatten bereits gelehrt, daß die meisten Zellen eine bestimmte Teilungsgröße besitzen, die nur innerhalb geringer Grenzen schwankt. Wenn man von den Vielfachteilungen absieht, so beobachtet man in der Regel, daß nach einer Teilung die Zelle normalerweise assimiliert und innerhalb einer bestimmten Zeit bis ungefähr zu der Größe heranwächst, welche die Elterzelle vor ihrer Teilung aufwies. Eigene Versuche an Infusorien und Heliozoen, sowie Experimente und Erfahrungen von Gerassimoff an Spirogyren und Boveri an Seeigeleiern, auf die wir noch zu sprechen kommen, führten nun R. Hertwig zu der Auffassung, daß diese Teilungsgröße wiederum in einer ganz bestimmten quantitativen Beziehung zur Kerngröße stehe. Dieses mehr oder minder konstante Massenverhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße bezeichnet er als die Kern-Plasma-Relation. Die Kernplasmarelation schwankt aber im individuellen Leben einer Zelle in gesetzmäßiger Weise, wie Hertwig und seine Schüler an Infusorien gezeigt haben; als die normale Kernplasmarelation wird daher jenes Verhältnis bezeichnet, das die Zelle unmittelbar nach einer Teilung aufweist. Eine junge, eben aus einer Teilung hervorgegangene

Zelle wächst nun, wie vor allem die Versuche von Popoff genauer ergeben haben, unter konstanten Bedingungen ziemlich gleichmäßig bis zur nächsten Teilung, während das Kernvolumen im Verhältnis zum Plasmavolumen zunächst in seinem Wachstum zurückbleibt bis kurz vor der nächsten Teilung. Dann erst steigt das Kernwachstum plötzlich und rasch an (Teilungswachstum), so daß es bei der Teilung ebenso wie das Plasma etwa die doppelte Anfangsgröße besitzt (Abb. 307). Durch das anfängliche Zurückbleiben des Kernwachstums gegenüber dem Plasmawachstum kommt es nach Richard Hertwig zu einer Kernplasmaspannung. In dieser Spannung erblickt er die Ursache der Teilung und nimmt an, daß, wenn ein Höhepunkt der Kernplasmaspannung erreicht wird, der Kern die Fähigkeit gewinne, auf Kosten des Protoplasmas zu wachsen, und daß die hierbei sich vollziehenden Stoffumlagerungen zur Teilung der Zelle führten.

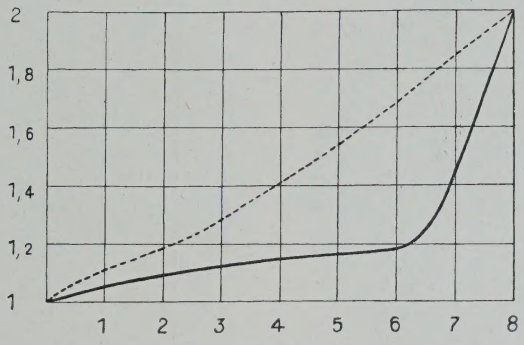


Abb. 307. Wachstumskurve des Protoplasmas (.....) und des Kernes (———) von *Paramaecium caudatum* zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen. Auf der Abszisse die Zeit in Stunden, auf der Ordinate die relativen Wachstumsgrößen. Nach Popoff.

Hertwig hat, wie schon erwähnt, zur Begründung seiner Auffassung weiterhin auch die Versuche von Gerassimoff an Spirogyren und von Boveri an Seeigeleiern herangezogen. Wenn auch in diesen Versuchen eine deutliche Beziehung zu dem, was R. Hertwig Kernplasmarelation bei Protozoen nennt, unverkennbar ist, so können sie doch nicht für seine Theorie der Zellteilung ohne weiteres ausgewertet werden, da andererseits auch tiefgreifende Unterschiede bestehen. Gerassimoff hat bei *Spirogyra bellis* durch Einwirkung von Kälte oder gewisser Narkotika während der Teilung es erreichen können, daß eine der Tochterzellen keinen Kern erhält, die andere dagegen entweder die beiden geteilten Kerne oder aber einen einzigen großen Kern, der dadurch zustande kam, daß nach der Teilung der Chromosomen der Kern selbst sich nicht durchschnürte. Die Zellen mit abnormer Kernmasse oder, richtiger gesagt, mit doppelter Chromosomenzahl wachsen nun über das normale Maß der gewöhnlichen *Spirogyra*-Zellen beträchtlich hinaus, wobei auch ihre Chromatophoren ein erheblich stärkeres Wachstum aufweisen (Abb. 308). Erst bei einer Zellgröße, die ungefähr die doppelte der normalen ausmacht, setzt bei diesen Riesenzellen die Kernteilung ein, die normal verläuft, und die wieder normale Riesenzellen erzeugt. Der doppelte Chromosomensatz bedingt somit auch eine doppelte Teilungsgröße dieser Algen.

Ganz ähnliche Ergebnisse hat Boveri an sich entwickelnden Seeigeleiern erzielt. Durch künstliche Parthenogenese (siehe unten) kann man Seeigelembryonen erhalten, deren Zellen nur die halbe haploide Chromosomenzahl besitzen. Dasselbe Ergebnis wird erreicht, wenn man kernlose Bruchstücke von Eiern befruchtet (Merogonie, Näheres siehe S. 462). Umgekehrt gelingt es durch Behandlung der Eier mit Kohlensäure vor der Befruchtung, dem Eikern einen Ansatz zur Teilung zu geben, der nur zur Verdoppelung der Chromosomenzahl, aber nicht völlig zum Abschluß führt (s. S. 285). Durch nachträgliche Befruchtung

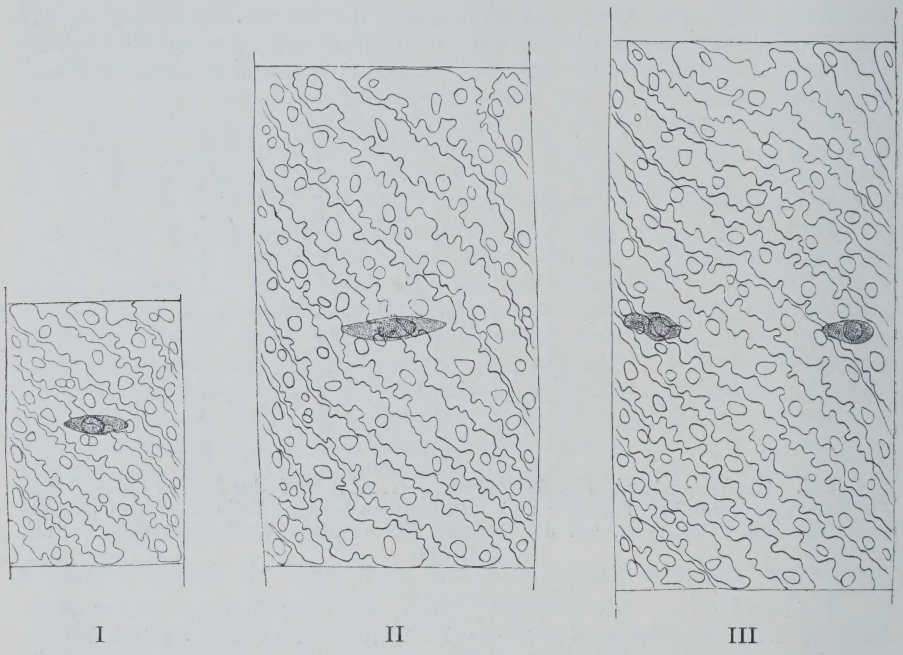
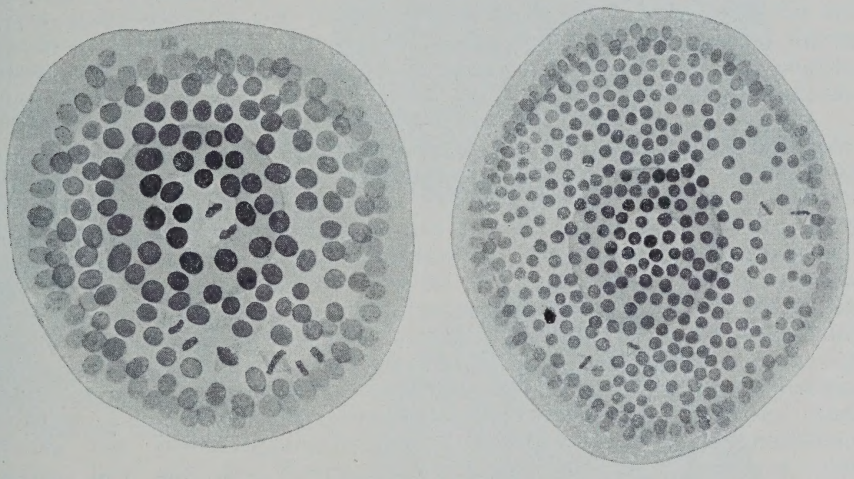


Abb. 308. I Gewöhnliche Zelle von *Spirogyra bellis*. II Infolge der Kältewirkung entstandene große Zelle mit einem einfachen großen Kern, der doppelt soviel Kernmasse als ein Normalkern besitzt. III Unter gleichen Bedingungen entstandene große Zelle mit zwei Kernen. Von dem Inhalt der Zellen sind nur die Konturen der Chlorophyllbänder einer oberen Zellhälfte und die Konturen der Kerne mit den Nukleolen abgebildet. Alle Abbildungen sind mit Hilfe der Kamera von lebenden Zellen abgezeichnet worden. Vergr. 315fach. Nach Gerassimow aus O. Hertwig.

lassen sich dann Larven mit triploiden Kernen gewinnen. Auch tetraploidkernige Larven können entstehen, wenn die beiden ersten Furchungskerne eines normal befruchteten Eies zum Verschmelzen kommen. Es hat sich nun gezeigt, daß die haploidkernigen Larven auf demselben Entwicklungsstadium, der Gastrulation, doppelt so viel, aber halb so große Zellen besitzen als die normalen diploiden Larven (Abb. 309), während die triploiden resp. tetraploiden Eier auf dem gleichen Entwicklungsstadium größere Zellen von doppelter Größe, aber nur in der halben Zahl aufweisen (Abb. 310). Auch in den späteren Entwicklungsstadien wird die verschiedene Kern- und Zellgröße entsprechend der verschiedenen Chromosomenzahl streng beibehalten. Sehr deutlich läßt

sich das an jenen Fällen demonstrieren, bei denen die Larve sich aus Kernen aufbaut, die von Anfang an eine verschiedene Chromosomenzahl erhalten haben. Das ist dadurch möglich, daß in ein Ei zwei Samenkerne eindringen, von denen aber nur einer mit dem Eikern verschmilzt, während sich der andere getrennt weiter entwickelt. Auf diese Weise entstehen in demselben Keim Zellen mit diploiden und solche mit haploiden Kernen, die dann auch Zellen von verschiedener Größe den Ursprung geben. Die beigefügte Figur (Abb. 311) zeigt ein Stück der Wimperschnur des Pluteus eines Seeigels aus einem doppelt befruchteten Ei, von dem die eine Hälfte wenige Zellen mit großen Kernen, die andere ungefähr doppelt so viel Zellen mit halb so großen Kernen aufweist.



A B

Abb. 309. A Stück von der Oberfläche eines jungen Pluteus von *Echinus microtuberculatus* aus einem befruchteten kernhaltigen Eifragment gezüchtet. B desgleichen von den gleichen Eltern, aus einem besamten kernlosen Eifragment gezüchtet. Nach Boveri aus O. Hertwig.

Ähnliche Fälle von Abhängigkeit der Zellgröße von der Kerngröße resp. Chromosomenzahl sind neuerdings in größerer Anzahl von den verschiedensten Organismen bekannt geworden, an denen sie durch sehr verschiedenartige Ursachen erzeugt worden sind. Es sei hier hingewiesen auf die Versuche von Marchal und F. v. Wettstein über die Erzeugung von polyploiden Moosen durch Regeneration (siehe S. 358), die Erzeugung von tetraploiden Formen bei *Solanum* von Winkler, und die Erzeugung haploider Froschlarven durch radiumgeschädigte Spermien durch die Geschwister Hertwig (s. S. 460). Überall tritt die bestimmte Kernplasmarelation zutage.

Alle diese Versuche zeigen, wie jene von R. Hertwig und seinen Schülern an Infusorien, daß eine gewisse quantitative Beziehung zwischen Zellgröße und Kerngröße besteht. Von einer Kernplasmaspannung in dem oben geschilderten Sinne der Schule R. Hertwigs und einem Teilungswachstum des Kernes ist aber unter diesen Befunden an vielzelligen Tieren und Pflanzen nichts bekannt geworden.

Sie lassen sich daher nicht ohne weiteres im Sinne von Richard Hertwig für eine kausale Theorie der Zellteilung an sich auswerten, wenn auch in ihnen, wie schon hervorgehoben, ein wichtiger Zusammenhang zwischen Zellgröße (also Wachstum), Kerngröße (Chromosomenzahl) und Teilung besteht. Ja selbst die Deutung der Vergrößerung des Kernes der Infusorienzelle kurz vor der Teilung als Teilungswachstum ist nicht ohne weiteres gesichert. Da die Vergrößerung erst unmittelbar vor der Kernteilung auftritt, so scheint es nicht ausgeschlossen, daß es sich dabei überhaupt nicht um ein Wachstum, sondern nur um eine Flüssigkeitsaufnahme des Kernes handelt, wie sie allgemein in den Prophasen sich findet, daß somit einfach das erste Anzeichen einer Prophase vorliegt.

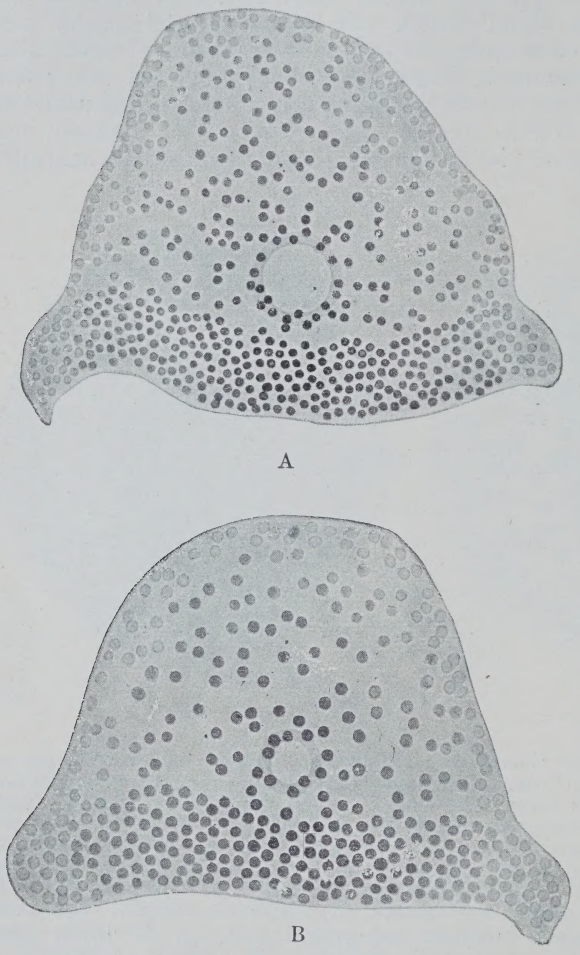


Abb. 310. A Normale Gastrula von *Strongylocentrotus lividus*, vom animalen Pol gesehen. B Gleichalterige tetraploide Gastrula von den gleichen Eltern nach experimentell erzeugter Verdoppelung der im befruchteten Ei vorhandenen Chromosomenzahl. Nach Boveri aus O. Hertwig.

Die Kernplasmarelation ist aber überhaupt keine allgemeine Erscheinung, wie es nach den bisher erörterten Befunden scheinen

Abb. 311. Ein Stück der Wimperschnur eines Pluteus von *Strongylocentrotus lividus* aus einem doppelt befruchteten Ei. Links haploide, rechts diploide Kerne. Nach Boveri aus O. Hertwig.

könnte. Schon an den Versuchsobjekten von Hertwig und seiner Schule, den Infusorien und Seeigelkeimen hat sich gezeigt, daß die Kernplasmarelation in mehr oder minder weitem Maße durch Außen-

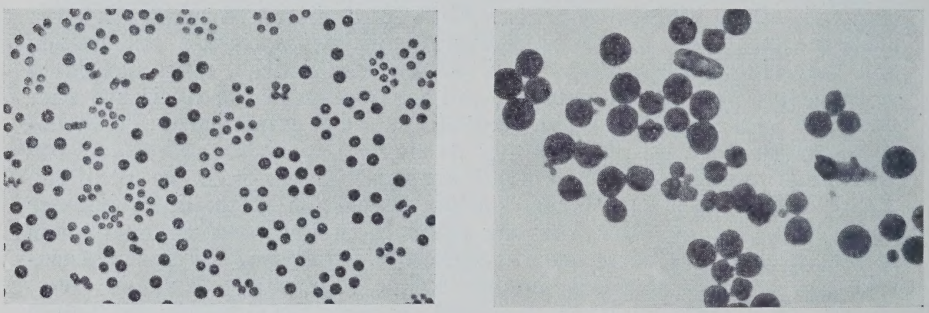
bedingungen abgeändert werden kann. Der Faktor, den die Außenbedingungen hinzubringen, in anderen Fällen Faktoren, die in der Erbmasse liegen, können die Kernplasmarelation so weit verschieben, daß eine Verdoppelung oder Vervielfachung der Chromosomenzahl nicht mit einer entsprechenden Zellvergrößerung verbunden ist. Auch kennen wir ganze Gruppen von Protozoen, bei welchen eine derart einfache Beziehung der Kerngröße und Zellgröße und damit zur Kern- und Zellteilung überhaupt nicht besteht. Hierher gehören vor allen Dingen die Radiolarien und Gregarinen. Bei den letzten finden wir ein enorm gesteigertes Zellwachstum, das auch mit einer Vergrößerung des Kernbläschens verbunden sein kann, wobei jedoch nicht die Chromosomenzahl vermehrt wird, ja auch nicht die Größe der Chromosomen über die sonst normale hinausgeht. Dagegen werden andere Substanzen, wie große Nukleolen und sog. Trophochromatin im Kern angehäuft, die mit seiner Teilungsfunktion gar nichts zu tun haben. Wenn nun bei diesen Zellen die Teilung effektiv wird, dann teilen sie sich nicht nur einmal, sondern es findet eine große Anzahl rasch aufeinanderfolgender Kernteilungen ohne zwischengeschaltetes Wachstum statt.

Bei allen Vielfachteilungen, nicht nur diesen Zerfallsteilungen, sondern auch bei Fortpflanzungsvorgängen, wie wir sie früher von von Volvocineen beschrieben haben, treffen wir ähnliche, wenn auch nicht so ausgesprochene Erscheinungen, und das Wachstum der tierischen Eier und ihr Verhalten bei einer natürlichen oder künstlichen Parthenogenese sowie nach der Befruchtung ist im Prinzip nichts anderes als das Wachstum und die multiple Fortpflanzung der Gregarinen. In all diesen Fällen spielen sich nach einem starken Wachstum rasch hintereinander viele Teilungen ab. Der Vorgang erinnert in gewissem Sinne an das Ablaufen eines aufgezogenen Uhrwerkes. Hier vermag die Kernplasmarelation und Kernplasmaspannung keine Erklärung für die Auslösung des Zellteilungsvorganges zu geben. Man müßte höchstens sagen, hier sei die Kernplasmaspannung so groß geworden, das Mißverhältnis zwischen Plasmagröße und Chromosomenmasse sei so enorm, daß nun bei der Auslösung der Teilung mit einem Schlage viele Teilungen folgen würden und müßten, um die normale Kernplasmarelation wiederherzustellen. Aber diese Formulierung bedeutet ja nichts anderes als die Aufgabe des Prinzips der Kernplasmaspannung und Kernplasmarelation als kausales Moment zur Erklärung der Zellteilung. Die ganzen Erscheinungen der Vielfachteilung und Zerfallsteilung bei Protisten und Thallophyten sowie die rasch aufeinander folgenden Furchungsteilungen tierischer Eier zeigen die Unhaltbarkeit dieses Prinzips als allgemeines Erklärungsprinzip der Zellteilung und nötigen, den Schwerpunkt bei dem Teilungsgeschehen mehr auf die Kernteilung zu legen.

Prowazek sowie Hartmann vertreten daher Anschauungen, die von dem in den vorstehenden Kapiteln genauer berichteten feineren Vorgängen bei der Kernteilung ausgehen und die fraglos vielfach bestehende Kernplasmarelation als einen besonderen Spezialfall einschließen. Wir haben mehrfach darauf hingewiesen, daß vor allen Dingen die Centren nach den neueren Untersuchungen sehr oft geteilt sind, daß diese Teilung oft schon in der Metaphase der eigentlichen Kernteilung bereits wieder einsetzt. Sie scheinen daher stets teilungsbereit zu sein. Dasselbe scheint aber den neueren Untersuchungen nach auch für die Chromosomen zuzutreffen, die ja auch schon manchmal in den Stadien

der Ana- und Telophase einen Längsspalt aufwiesen. Das legt die Annahme nahe, daß nicht nur die lokomotorische Komponente, also die Produzenten der Teilungsapparate, sondern auch die generative Kernkomponente an sich immer Teilungsfähigkeit besitzt, daß die Teilung dieser vor allem genetisch wichtigen Elemente des Kernes aber durch das Assimilationsgetriebe der Zelle, das sofort nach der Zellteilung wieder einsetzt, nicht effektiv werden kann und so lange niedergehalten wird, bis das Funktionswachstum der anderen Funktionsträger nachläßt.

Experimente an den verschiedensten Protisten haben tatsächlich gezeigt, daß man in der Zelle einen besonderen Teilungsfaktor und einen Wachstumsfaktor (Jollos) unterscheiden muß. Das Verhältnis zwischen Teilungsfaktor und Wachstumsfaktor ist für manche Protozoen und Zellen höherer Tiere mehr oder minder streng festgelegt, und solche Formen zeigen in typischer Weise die Kernplasmarelation. Aber selbst bei diesen Formen läßt sich die Korrelation, wie schon die oben angedeuteten Versuche der Hertwigschen Schule selbst gezeigt haben, mehr oder minder weitgehend verschieben. Noch deutlicher geht

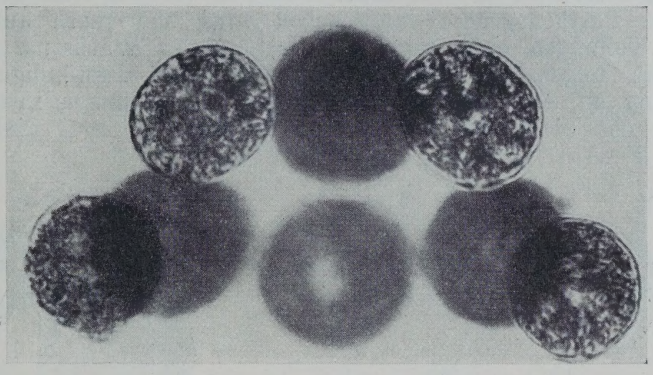


a b

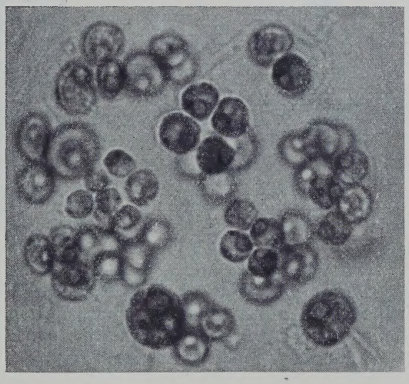
Abb. 312. *Gonium pectorale.* a Kultur von 4- und 8-zelligen Kolonien aus Knoplösung von 0,1 Proz. b Kultur mit 4- und 8-zelligen Riesenformen aus Knoplösung von 0,5 Proz. Vergr. 130fach. Nach Hartmann.

das aus folgenden Untersuchungen hervor. Jollos hat durch Temperatur- und Giftversuche an Individuallinien von Paramäcien gezeigt, daß die Abhängigkeit und Verschiebbarkeit der Zellgröße bei der Teilung nicht in dieser einfachen Weise von der Temperatur abhängig ist, wie es Popoff und andere Schüler Hertwigs angegeben hatten. Es zeigte sich vielmehr bei Weiterführung der Versuche, daß bei Versetzung von Individuallinien in höhere oder in niedere Temperatur nach einer Periode des entsprechenden Kleiner- resp. Größerwerdens eine Rückkehr zur Ausgangsnorm beobachtet worden ist. Die Rückkehr kann sowohl völlig erreicht werden, als auch schon früher zum Stillstand kommen. Das ist in verschiedenen Klonen verschieden. Auch durch Einwirkung mancher chemischer Verbindungen läßt sich die Teilungsfähigkeit der Infusorien hemmen und auf diese Weise Riesenindividuen erzielen. „Alle diese Beobachtungen lassen nur den einen Schluß zu, daß Wachstum und Teilung nicht in unmittelbarem Zusammenhang stehen und daß sie bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander durch Außenbedingungen beeinflußt werden können, wobei der Wachstumsfaktor durch Temperaturveränderungen gleich-

mäßig und entsprechend der van t'Hoffschen Regel beeinflußt wird, während der Teilungsfaktor bei Temperaturerhöhung zunächst eine stärkere Erregung, bei Temperaturerniedrigung eine stärkere Lähmung erfahren kann. Da aber für die dauernde Lebensfähigkeit der Paramäcien ein bestimmter Gleichgewichtszustand beider Faktoren erforderlich ist, der sich durch eine weiterhin nicht mehr schwankende Zellgröße anzeigt, so wird diese normale „Zellgröße" bei den verschiedenen



a



b

Abb. 313. *Eudorina elegans.* a Vorderer Teil einer normalen Kolonie. b Ganze Kolonie in Teilung mit Tochterkolonien und teilweise ungeteilten Zellen bei gleicher Vergrößerung. Vergr. 800fach. Nach Hartmann.

Stämmen in verschiedener Zeit unter den verschiedenen, nicht schädigenden Temperaturgrößen in gleicher Weise wiederhergestellt."

In anderer Weise konnte bei den Phytoflagellaten *Stephanosphaera*, *Gonium* und *Eudorina* experimentell die Unabhängigkeit von Wachstums- und Teilungsfaktor aufgezeigt werden (M. Hartmann). Wenn man *Stephanosphaera* und *Gonium* in stark konzentrierten Nährlösungen von etwa 0,5—1 Proz. mit geringer Flüssigkeit kultiviert, so wird der Teilungsfaktor gehemmt und es gelingt, Riesenindividuen von vierfach größerem Durchmesser zu erzeugen (Abb. 312). Findet nun rechtzeitig

eine Zurückversetzung in Nährsalzlösung von geringerer Konzentration statt, dann vermag sich die Zelle normal zu teilen, doch es finden nun nicht die normalen 4 Zellteilungsschritte (*Gonium*) hintereinander statt, sondern in der Regel 5, wodurch die normale Kernplasmarelation auch hier wiederhergestellt wird. Dieser Versuch hat seine Parallele in dem normalen Wachstum tierischer Eier. Auch hier entstehen gewissermaßen Riesenzellen und die Teilung bleibt gehemmt, bis die Hemmung durch die Befruchtung oder einen anderen Vorgang (natürliche und künstliche Parthenogenese) aufgehoben wird und rasch aufeinander folgende Teilungen ohne dazwischen erfolgendes Wachstum ablaufen. Umgekehrt folgen in Eudorinenkulturen durch 24stündige Dauerbeleuchtung an der künstlichen Sonne die Zellteilungen rascher aufeinander, ehe die normale Zellgröße erreicht ist. Auf diese Weise

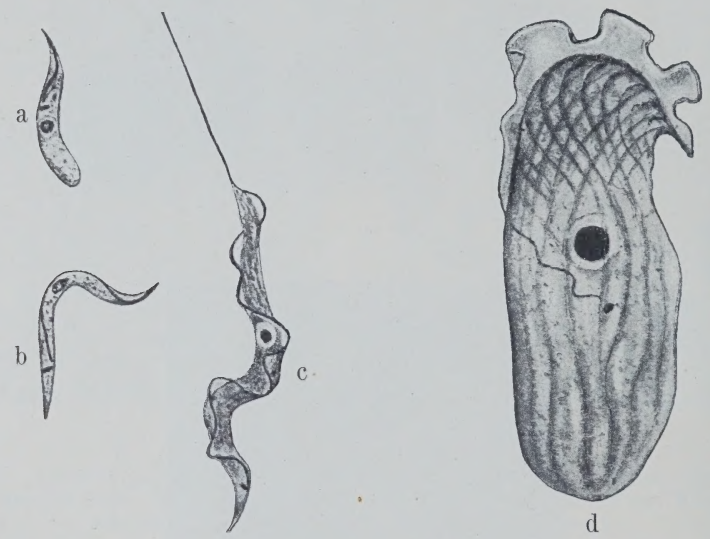


Abb. 314. *Trypanosoma rotatorium.* a und b *Chrithidia*-Formen aus dem Magen junger Egel, c kleine Trypanosomenform aus Kaulquappe, d große Trypanosomenform ohne freie Geißel aus dem erwachsenen Frosch. Vergr. ca. 2000fach. Nach Nöller aus Hartmann-Schilling.

lassen sich ganze *Eudorina*-Kolonien von 16 oder 32 Zellen erzielen, die kleiner sind, als sonst eine einzige normale Zelle (Abb. 313). Während also in den Goniumversuchen der Teilungsfaktor über das normale Maß hinaus gehemmt war, ist umgekehrt in den Endorinenversuchen die hemmende Wirkung, die normalerweise das Wachstum auf die Teilung ausübt, aufgehoben, und diese Wirkung kann so weit gehen, daß die Zellen sich direkt zu Tode teilen, indem sie zu klein werden.

Auch sonst liegen viele Beobachtungen an Protozoen vor, die für die Unabhängigkeit und verschiedene Beeinflußbarkeit eines Wachstums- und Teilungsfaktors sprechen. So tritt nach den Untersuchungen von Nöller das Froschtrypanosom im Zwischenwirt, einem Blutegel, als ein kleines Trypanosom auf, das sich lebhaft durch Zweiteilung vermehrt. Wie bei den übrigen Trypanosomen und den meisten Flagellaten könnte man hier von einer Kernplasmarelation sprechen. Mit

dem Heranwachsen des jungen Frosches wird aber das Wachstum gesteigert, während die Teilung gehemmt bleibt. Dadurch entstehen große einkernige Trypanosomenformen, die sich in der Regel nicht teilen (Abb. 314). Das Riesenwachstum dieser Trypanosomenart ist fraglos durch die veränderten Stoffwechselbedingungen hervorgerufen, die in dem erwachsenen Frosch andere sind als in den Kaulquappen. Die Annahme wird durch andere Versuche von Nöller bekräftigt, der den oben erwähnten Parasiten des braunen Frosches auf Grasfrosch-

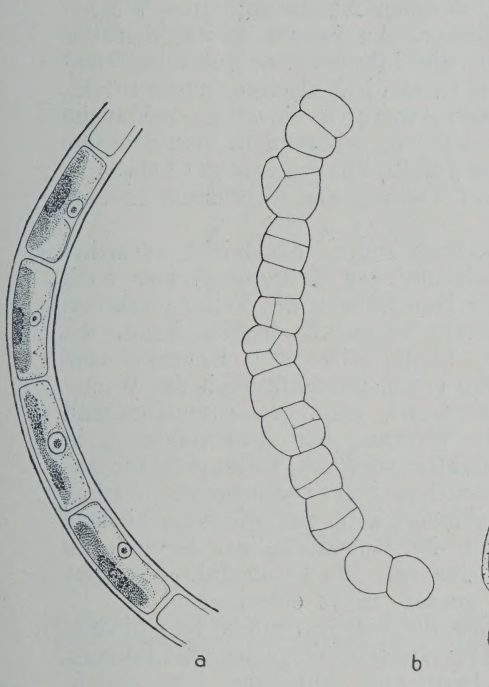


Abb. 315.

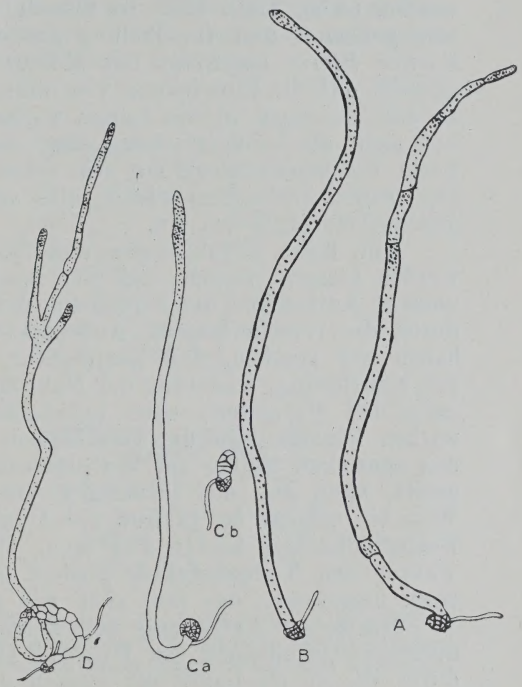


Abb. 316.

Abb. 315. *Hormidium nitens* Men. a Ein Fadenstück aus Nährlösung von 0,4 Proz. b Ein Fadenstück in Kongorot-Lösung bei gleicher Vergrößerung. Vergr. 1000fach. Nach Klebs 1896.

Abb. 316. *Pteris longifolia.* Sporen ununterbrochen mit 1000 MK Osramlicht bestrahlt. A in 200 cm, B in 240 cm, C in 35 cm Entfernung, Ca unter Rotglas, Cb unter Blauglas, D junges Prothallium nachträglich unter Rotglas gebracht. Auswachsen der Endzelle. A, B, C Vergr. 84fach, D 56fach. Nach Klebs aus Benecke-Jost.

kaulquappen übertrug und hier noch größere Riesenformen erhielt, die der als *Trypanosom mega* beschriebenen Form gleichen. Die veränderten Ernährungsverhältnisse der anderen Froschart haben offenbar dieses noch mehr gesteigerte Riesenwachstum hervorgerufen. Unter besonderen, bisher unbekannten Bedingungen kann die Hemmung des Teilungsfaktors der Riesentrypanosomen im Körper der Frösche aufgehoben werden; dann setzt eine multiple Vermehrung ein, im Gegensatz zu der nor-

malen einfachen Zweiteilung der kleinen Trypanosomenform der Kaulquappe. Auch in künstlichen Kulturen sowie im Blute des Zwischenwirtes (Blutegel) kommt es sofort zur multiplen Vermehrung der großen Riesenform.

Solche Versuche sowie gelegentliche Beobachtungen, welche die Unabhängigkeit und sehr verschiedene Beeinflußbarkeit von Wachstum und Teilung dartun, sind in der botanischen und Protistenliteratur häufig mitgeteilt. Es sei nur noch erwähnt, daß nach Klebs die Zellen von *Hormidium* in Kongorotlösung nicht in die Länge wachsen, sondern sich kugelig aufblähen und durch mehrfache Teilung zerlegt werden (Abb. 315). Hier ist also durch einen Außenfaktor das Wachstum gehemmt und die Teilung gesteigert. An jungen Prothallien des Farnes *Pteris longifolia* hat Klebs die interessante Tatsache festgestellt, daß die Einwirkung von rotem Licht die Zellteilung unterdrückt, so daß sie stark in die Länge wachsen, wodurch einzellige Schläuche von mehr als hundertfacher Länge entstehen, während in blauviolettem Licht Flächenwachstum mit sehr reichen Zellteilungen erfolgt (Abb. 316). Die beiden Lichtarten wirken also auf Teilung und Wachstum in entgegengesetzter Weise ein.

Alle diese Erfahrungen und Beobachtungen, die leicht vermehrt werden können, zeigen, daß die Auslösung der Zellteilung, also nach unserer Auffassung die Aufhebung der Hemmungen des Teilungsfaktors, durch die verschiedensten Außenfaktoren beeinflußt werden kann. So haben wir gesehen, daß Temperatur, Licht, Giftstoffe, Konzentration der Nährlösung, Änderung der Nahrung (resp. Beschaffenheit der Wirtssäfte bei Parasiten) usw. teilungsfördernd resp. wachstumsfördernd wirken können. Ob die verschiedene Wirkung der Außenfaktoren in den speziellen Fällen am Wachstumsfaktor oder am Teilungsfaktor angreift, kann aus den bisherigen Versuchen nicht entnommen werden. Was sie zeigen, ist ja nur die Unabhängigkeit und die verschiedene Beeinflußbarkeit beider Faktoren. Ob im Einzelfalle der betreffende Faktor den Teilungsfaktor fördert oder den Wachstumsfaktor hemmt resp. umgekehrt, das läßt sich, wie gesagt, nicht entscheiden.

Mit dieser Auffassung stehen auch die vielen, an den verschiedenartigsten Organismen von Popoff ausgeführten Versuche im Einklang, durch die er im Laufe der letzten Jahre eine Anregung, eine Stimulation der Zellteilung in ausgedehntem Maße erreicht hat. Popoff verwandte dabei die verschiedenartigsten Salze, sowie andere anorganische und organische Stoffe, und er hat diese Versuche auch zur Erhöhung des Ernteertrages bei Kulturpflanzen praktisch ausgenutzt. Er vertrat zunächst die Meinung, daß die Wirkung der verschiedenartigen Stoffe letztlich auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen sei, nämlich auf eine Erhöhung der Zelloxydation. Auf Grund weiterer Untersuchungen möchte er jedoch die gemeinsame Wirkung dieser Stoffe darin erblicken, daß sie die Viskosität der Zellen herabsetzen. Ob diese Auffassung in dieser allgemeinen Fassung zutrifft, erscheint fraglich und muß weiterer Forschung überlassen bleiben.

In neuerer Zeit hat Haberlandt eine Reihe von Versuchen über die Auslösung von Zellteilungen an Pflanzen durchgeführt und dabei den Nachweis erbracht, daß Teilungen durch chemische Reizstoffe, die er Teilungs- und Wundhormone nennt, ausgelöst werden. Die somatischen ausgewachsenen Pflanzenzellen teilen sich unter normalen Bedingungen nicht mehr. Doch kann durch Verwundung der teilungs-

fähige Zustand ausgewaschener Zellen wiederhergestellt werden. Haberlandt stellte durch Kulturversuche mit kleinen plättchenförmigen Gewebsfragmenten der Kartoffelknolle fest, daß die zur Wundkorkbildung führenden Zellteilungen fast ausnahmslos nur dann eintreten, wenn die Versuchsobjekte ein Leitbündelfragment enthielten, und zwar ist das für das Zustandekommen der Zellteilung notwendige, der Siebröhrenanteil des Leitbündels (Leptom). Wurden bündellose Plättchen mit einer dünnen Agarschicht auf bündelhaltige geklebt, so traten über den Bündeln der letzten auch bei den ersten vereinzelte Zellteilungen auf. Er schloß daraus, daß aus dem Leptom ein Reizstoff, den er Zellteilungshormon nannte, in die bündellosen Plättchen hinüberdiffundierte, daß die plasmareichen Leitzellen diesen Reizstoff sezernieren und daß dieser in den Siebröhren weitergeleitet würde.

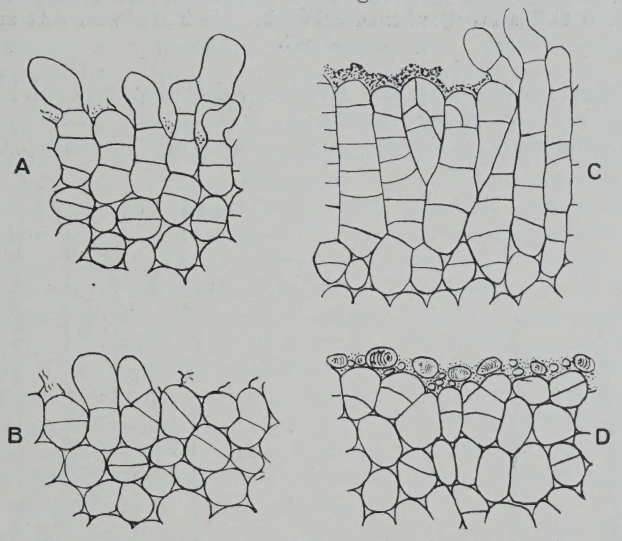


Abb. 317. Zellteilungen unter der Wundfläche einer Kohlrabiknolle. A Wundfläche nicht abgespült, B Wundfläche mit Wasser abgespült, C Wundfläche mit Kohlrabibrei bedeckt, D Wundfläche mit Kartoffelbrei bedeckt. Nach Haberlandt aus Benecke-Jost.

Weitere Versuche von Haberlandt und seinen Schülern zeigen, daß derartige Zellteilungsstoffe auch sonst bei Pflanzen vorkommen, so bei den Stengeln von *Sedum spectabile, Althea rosea,* der Kohlrabiknolle, sowie bei kleinen Blattstückchen verschiedener *Peperonia*-Arten und Crassulaceen. Sie zeigten weiter, daß der Stoff nicht arteigen zu sein braucht, sondern auch zwischen verwandten Gattungen wirksam ist.

Ferner stellte Haberlandt fest, daß solche Teilungsstoffe auch aus den verwundeten Zellen stammen und beim Eindringen in die benachbarten Zellen Teilungen auslösen (Wundhormone). Spült man die Schnittfläche von Kohlrabiknollen mittels eines kräftigen Wasserstrahles gründlich ab, so unterbleiben die Zellteilungen oder sind wenigstens in äußerst spärlicher Anzahl vorhanden (Abb. 317 B). Werden aber die abgespülten Wundflächen nachträglich mit einer dünnen Schicht von Gewebebrei überzogen, so finden darunter zahlreiche, meist sogar reichlichere Zellteilungen statt als an den nicht abgespülten Flächen (C). Die

beigefügten Abb. 317 zeigen deutlich die verschiedene Wirkung. In einleuchtender Weise konnte dieses Resultat erhärtet werden durch Versuche an Crassulaceenblättern, indem ein Schnitt reichlich Zellteilungen verursachte, während nur ein leichtes Wachstum, aber keine

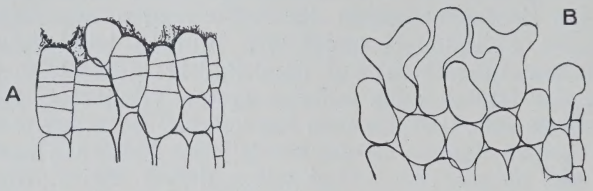


Abb. 318. Zellen aus dem Blatt von *Sedum spectabile*. A Zellteilungen unter einer Schnittfläche, B Callusblasen auf einer Rißfläche. Nach Haberlandt aus Benecke-Jost.

Teilung eintrat, wenn man die Blätter vorsichtig entzweiriß, ohne daß eine Verletzung von Zellen stattfand (Abb. 318). Doch nicht nur die Abtötung benachbarter Zellen, allein schon die mechanische Reizung,

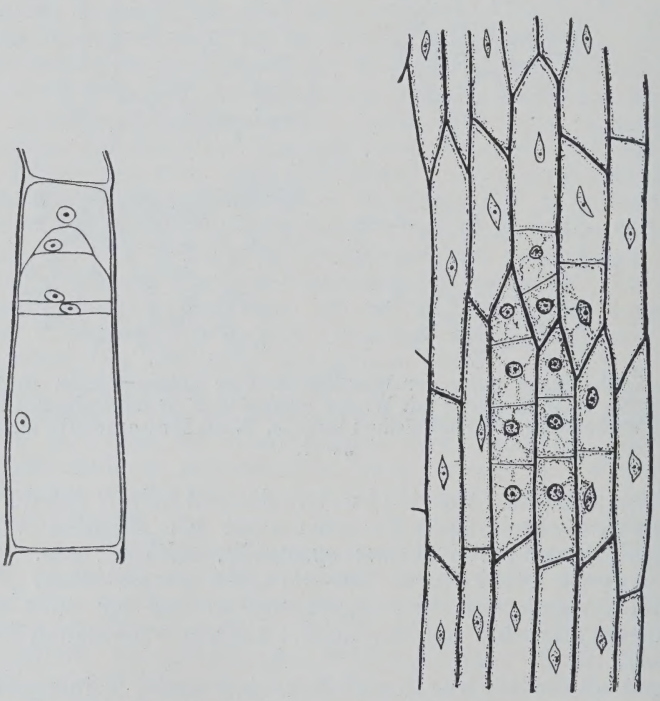


Abb. 319. Zellteilung in einem amputierten Haar von *Coleus Rehneltianus*. Nach Haberlandt aus Benecke-Jost.

z. B. starkes Reiben oder Bürsten der Haare von *Pelargonium* usw., wobei nur geringe Schädigungen einzelner Zellen auftreten, können genügen, um solche Stoffe in benachbarte Zellen diffundieren zu lassen und dort Teilungen auszulösen oder direkt die leicht mechanisch geschädigte Zelle selbst zur Teilung zu veranlassen (Abb. 319).

Haberlandt nannte, wie schon erwähnt, die aus lebenden Zellen selbst stammenden chemischen Stoffe, die die Zellteilung in der Umgebung (unter Umständen in der produzierenden Zelle selbst), auslösen, Teilungs- und Wundhormone und brachte sie damit in Zusammenhang mit den tierischen Hormonen. Dadurch bekommt aber der Begriff Hormon, der in der tierischen Physiologie eine wohlbegrenzte Bedeutung hat, eine so weite Fassung, daß er identisch wird mit jedem chemischen Stoff, der irgendeine formative Wirkung ausübt. Denn andere Versuche haben uns ja gezeigt, daß derartige Teilungsanregungen auch durch ganz einfache chemische Stoffe ausgelöst werden können. Es erscheint uns daher richtiger, hier den Begriff Hormon zu vermeiden und einfach von zelleigenen Stoffen zu reden, die teilungsauslösend wirken. Wenn man will, mag man sie direkt „Teilungsstoffe" nennen; aber auch das scheint uns nicht geboten, haben uns doch die früher berichteten Versuche gezeigt, daß derartige „Teilungsstoffe" gar nicht einmal von Organismen gebildete Stoffe zu sein brauchen, da auch andere chemische Stoffe, wie verschiedene Salze, Gifte, Kulturmedien, sowie Außenfaktoren ganz anderer Art, wie Licht und Temperatur, Teilungen auszulösen vermögen. An einzelligen Organismen läßt sich leicht und klar feststellen, daß als teilungsauslösende Reize ganz verschiedenartige Außenfaktoren wirksam sein können, aber dasselbe gilt, auch wenn es nicht ohne weiteres in die Augen fällt, für Zellen vieler höherer Pflanzen und Tiere, wie die oben erwähnten Versuche von Popoff, sowie die älteren Erfahrungen der Botaniker über die als sog. Reiz- und Treibmittel wirkende Stoffe (Gifte und andere) unzweideutig zeigten. Die interessanten Ergebnisse von Haberlandt lassen sich andererseits ohne weiteres der von uns entwickelten und vertretenen Ansicht eingliedern, wonach Wachstum und Teilung zwar stark gekoppelte, aber voneinander unabhängige Faktoren sind, die durch Außen- und Innenbedingungen nach verschiedener Richtung beeinflußt werden können, und wonach gewissermaßen die Teilungsfähigkeit immer vorhanden ist, aber durch die Tätigkeit des Wachstums oder sonstwie gehemmt ist.

Haberlandt hat nun seine Hypothese von den Teilungshormonen konsequenterweise auch auf die Auslösung der Teilung bei der natürlichen und künstlichen Parthenogenese sowie bei der normalen Befruchtung ausgedehnt. Er hat erkannt, daß es sich bei der Entwicklungserregung der Parthenogenesis und Befruchtung um das Zellteilungsproblem handelt und nicht um ein Befruchtungsproblem, eine Auffassung, die wir hier ebenfalls vertreten. Wenn er aber auch hier in erster Linie die Wund- und Nekrohormone (der sich teilenden Zelle selbst, oder von Zellen in ihrer Umgebung) als teilungsauslösende Reizstoffe verantwortlich machen will, so scheint uns dies zu weit gegangen, denn die vielen Ergebnisse aus den Versuchen von Jacques Löb und seinen Nachfolgern über die künstliche Parthenogenese lassen sich damit nicht erklären. Das hieße, immerhin klarere und durchsichtigere Verhältnisse auf dunklere, weniger geklärte zurückführen, was methodologisch unstatthaft ist. Gewiß mag es Fälle von natürlicher und künstlicher Parthenogenesis geben, bei der arteigene Teilungsstoffe, die durch Zugrundegehen ganzer Zellen oder von Zellteilen frei werden, auslösend wirken. Haberlandt selbst hat durch Anstechen von Samenanlagen bei *Oenothera Lamarckiana* Embryonenentwicklung erzielt und Fälle von natürlicher Parthenogenese pflanzlicher Objekte beschrieben, bei welchen sich in der Nachbarschaft der sich entwickelnden Embryonen

abgestorbene Zellen fanden, die er als Produzenten seiner Wundhormone anspricht (Abb. 320). Ein experimenteller Beweis, daß in diesen Fällen tatsächlich die sog. Wundhormone die Teilung auslösen, liegt jedoch in keinem Falle vor, und die Erfahrung der übrigen Forscher über künstliche Parthenogenese lassen doch eher die Annahme von anderen Ursachen gerechtfertigt erscheinen. Am meisten legen noch die Fälle von der sog. traumatischen Parthenogenese den Haberlandtschen Gedanken nahe, Wundstoffe für die Entwicklung verantwortlich zu machen. Denn hierbei wird, wie Bataillon zuerst an Froscheiern festgestellt hat, die parthenogenetische Entwicklung durch Anstechen der Eier mit einer feinen Glas- oder Platinnadel, also durch Verwundung, angeregt. Aber selbst für diese Fälle erscheinen im Zusammenhang mit den allgemeinen Ergebnissen der Versuche über künst-

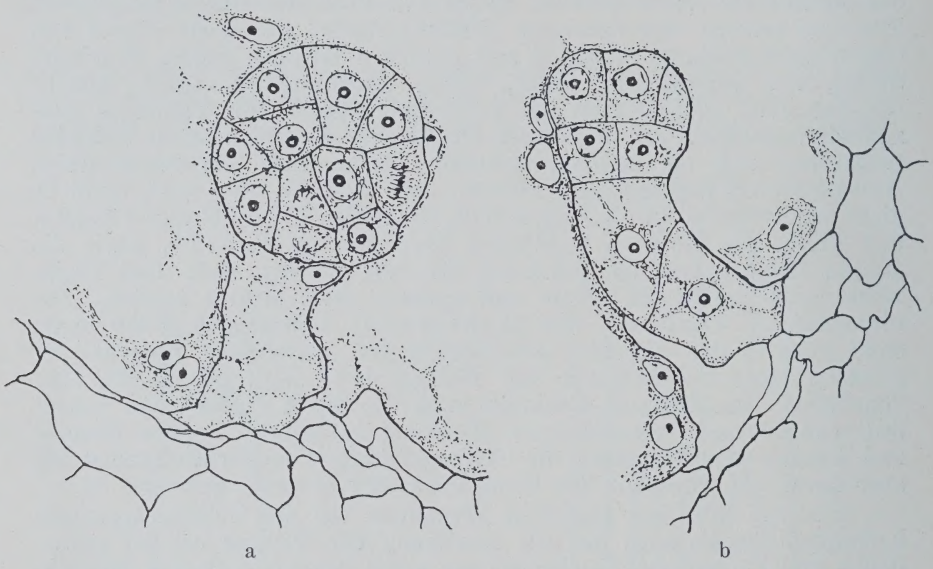


Abb. 320. Zwei Nuzellarembryonen, die im Embryosack einer angestochenen Samenanlage von *Oenothera Lamarckiana* einander gegenüber entstanden sind. Nach Haberlandt.

liche Parthenogenese andere Erklärungsmöglichkeiten wahrscheinlicher, und so soll auf diese Versuche auch erst im Zusammenhang mit den übrigen Ergebnissen der experimentellen Parthenogenese eingegangen werden.

In neuerer Zeit hat schließlich Gurwitsch mit mehreren Mitarbeitern über eine Reihe von Versuchen berichtet, die dartun sollen, daß der „mitogenetische" Reiz in einer Strahlung von niederer Wellenlänge besteht. Bei den Zwiebelwurzeln soll diese Strahlung an der Basis der Wurzel erzeugt werden, in parallelen Bündeln die Wurzeln durchziehen und an der Spitze Zellteilungen auslösen. Daß der teilungsauslösende Reiz tatsächlich auf einer Strahlungsenergie beruhe, soll dadurch bewiesen sein, daß die Strahlung imstande sei, nicht nur durch Wasser, sondern auch durch Luft in anderen Wurzeln, die senkrecht zur induzierenden Wurzelspitze angeordnet sind, Teilungen auszulösen, indem auf der der induzierenden Wurzelspitze zugewandten

Seite in bestimmtem, auf die Strahlung beschränktem Umfange die Zahl der Mitosen erhöht werde. Eine derartige Wirkung wäre wohl kaum anders zu erklären als durch Strahlung. Falls diese Angaben richtig wären, würden sie fraglos eine Entdeckung von großer Wichtigkeit für unser Problem darstellen. Da jedoch von anderer Seite noch keine Bestätigung erfolgt ist, von Gurwitsch und seinen Schülern aber nur sehr spärliche Protokolle veröffentlicht sind, die zu einer kritischen Beurteilung der Angaben nicht ausreichen und außerdem zwischen früheren und späteren Angaben der russischen Autoren manche Widersprüche bestehen, so ist in der Frage von solcher Tragweite eine gewisse Zurückhaltung geboten.

Nach dieser Einschaltung wollen wir uns nun der Besprechung der künstlichen Parthenogenese zuwenden.

Nachdem zuerst Richard Hertwig durch Behandlung mit Strychninlösung, später Morgan durch hypertonische Salzlösung Seeigeleier zur Teilung angeregt hatte, führte J. Loeb in planmäßiger Weise eine Reihe von experimentellen Untersuchungen aus und erbrachte den Nachweis, daß es möglich ist, die Eier von Seeigeln (so wie verschiedener anderer Tierarten), die normalerweise auf Befruchtung angewiesen sind, durch die Einwirkung verschiedener Außenfaktoren experimentell zur Entwicklung zu bringen, ja im günstigsten Falle aus solchen künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern direkt erwachsene geschlechtsreife Tiere zu gewinnen. Die Untersuchungen von J. Loeb wurden durch eine große Anzahl anderer Forscher an verschiedenstem Material bestätigt und erweitert, doch ist J. Loeb in erster Linie auch die weitere Aufklärung und genauere Darlegung der wirksamen Faktoren zu verdanken, soweit sie überhaupt festgestellt werden konnten. Die meisten Versuche wurden an Seeigeleiern ausgeführt, und wir stellen dementsprechend die an ihnen gewonnenen Ergebnisse in den Vordergrund.

Auf Grund vieler Versuche kam J. Loeb zu dem Schluß, daß zwei Faktoren notwendig seien, um Seeigeleier zu einer normalen Entwicklung zu bringen. Der erste Faktor bewirkt, daß die Eier ihre Befruchtungsmembran (s. unten S. 415) bilden und die Entwicklung in Gang setzen. Das läßt sich durch eine ganze Anzahl von Mitteln, wie Essigsäure, verschiedene Fettsäuren, Kohlensäure usw. erzielen. Die Wirkung dieser Stoffe scheint vorwiegend darin zu bestehen, daß sie die oberflächlichen Eischichten, die eine stärkere Viskosität aufweisen, verflüssigen und überhaupt eine cytolytische[1]) Wirkung auf das Eiplasma ausüben. Wenn man die Eier aus diesen Lösungen wieder in reines Seewasser bringt, dann entwickeln sie sich, gehen aber sehr bald an Cytolyse zugrunde. Durch zwei Verfahren gelingt es, das Ei von den schädlichen Nebenwirkungen zu befreien und eine normale Entwicklung zu erlangen. Die erste besteht darin, daß man sie auf 2—3 Stunden in eine Lösung bringt, die die Oxydation hemmt (durch Zusatz von KCN zum Meerwasser), das zweite, indem die Eier zeitweilig in hypertonische sauerstoffhaltige Lösungen übergeführt werden.

Loeb hatte vermutet, daß durch die künstliche Membranbildung die Oxydationsprozesse in den Eiern ausgelöst würden, daß dieselben aber anormal verliefen. Durch die teilweise Hemmung der Oxydation

[1]) **Cytolyse** ist ganz allgemein die Zerstörung des physikalisch-chemischen Gleichgewichtes innerhalb der Zelle.

oder das Überführen in hypertonische Lösung sollte nun der normale Ablauf der Oxydationsvorgänge wieder herbeigeführt werden. Seine erste Vermutung wurde durch die Versuche von Warburg insofern bestätigt, als diese ergaben, daß durch die künstliche Membranbildung in den Seeigeleiern in der Tat eine starke Erhöhung der Oxydation herbeigeführt wird, und daß diese Erhöhung genau der entspricht, die sich bei normaler Befruchtung findet. Eine Suspension unbefruchteter Seeigeleier, die nach Veraschung 20 mg N enthielt, verbraucht in 20 Minuten 10—14 ccm Sauerstoff. Mit der Befruchtung steigt bei einer gleichen Eiquantität der Sauerstoffverbrauch pro Stunde auf das 6- bis 7fache. Genau dieselbe Steigerung fand sich auch bei den experimentell zur Entwicklung angeregten Eiern nach der Membranbildung.

Heilbrunn hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Substanzen, welche die Dottermembran an den Eiern künstlich hervorrufen, sich durch niedrige Oberflächenspannung auszeichnen. Durch die Behandlung mit ihnen wird die Oberflächenspannung der äußeren Plasmaschicht des Eies, die, wie andere Versuche ergeben haben, eine stärkere Viskosität als das Eiinnere aufweist, herabgesetzt. Dadurch wird die teilweise Cytolyse und die Membranbildung bis zu einem gewissen Grade erklärt. Ob und in welcher Weise ein kausaler Zusammenhang zwischen der Membranbildung und der von Warburg nachgewiesenen Oxydationssteigerung besteht, ist noch nicht geklärt. Lillie hat auf Grund von Versuchen über die Wirkung verschiedener Salze die Meinung vertreten, daß die Salze die Permeabilität der Eier erhöhen und dadurch membranbildend wirken. Doch wird auch hierdurch noch nicht der Zusammenhang mit der Oxydationssteigerung erklärt. Völlig hypothetisch ist schließlich die Auffassung von der oxydationsregulierenden Wirkung der hypertonischen Lösung, die noch zur Membranbildung hinzukommen muß, um eine normale Entwicklung zu ermöglichen.

Von den vielen weiteren Versuchen über künstliche Parthenogenese, deren Ergebnisse an verschiedenen Tierarten gewonnen wurden und mit den Loebschen vielfach übereinstimmten, sei nur noch erwähnt, daß es I. Delage zuerst gelungen ist, Echinideneier, die parthenogenetisch zur Entwicklung angeregt worden waren, direkt zu geschlechtsreifen Tieren zu erziehen, was später auch Shearer und Lloyd gelang (Abb. 321). Ferner sei noch kurz auf die künstliche Entwicklungserregung bei Wirbeltieren, speziell Fröschen, eingegangen. Während die Behandlung der Froscheier mit Salzen zwar den Beginn einer Entwicklung auslöste, verlief diese jedoch zunächst unregelmäßig. Später gelang es Bataillon durch mechanische Verletzung, durch Anstechen der Eier mit feinen Glas- oder Platinnadeln, wodurch kleine Extraovate entstehen, eine völlig normale Entwicklung zu erzielen. Ja er konnte, wie später J. Loeb, mit dieser Methode geschlechtsreife Frösche heranziehen. Nach Bataillon sollen sich nur diejenigen Eier normal entwickeln, bei denen durch die Stichwunde Blutserum oder nukleäres Material hineingeraten ist. In Übereinstimmung mit Lillie kam Bataillon zur Überzeugung, daß die Entwicklungsreize die Permeabilität des Eies steigern.

Bei der sog. traumatischen künstlichen Parthenogenese läge es ja nahe, mit Haberlandt Wund- und Nekrohormone für die Entwicklung verantwortlich zu machen. Doch ist mit einer solchen Formulierung eine Erklärung nicht gewonnen, zumal durch die Versuche an den Froscheiern selbst die Analyse weiter geführt worden ist, als es durch

Haberlandt in seinen Versuchen über Wundhormone geschah. Denn in Übereinstimmung mit der künstlichen Parthenogenese der Echinideneier ist auch für die Froscheier eine Erhöhung der Oxydation festgestellt, und nach Bataillon wird die Zellteilung durch Elimination gewisser (hemmender?) Substanzen ausgelöst. Das ist aber gerade das Umgekehrte, wie es die Haberlandtsche Hypothese annimmt. Immerhin ließen sich die Tatsachen mit derselben in Einklang bringen, weil die Teilung im einen wie im anderen Falle durch Stoffe, die durch Verwundung in Zellen selbst entstehen, ausgelöst wird.

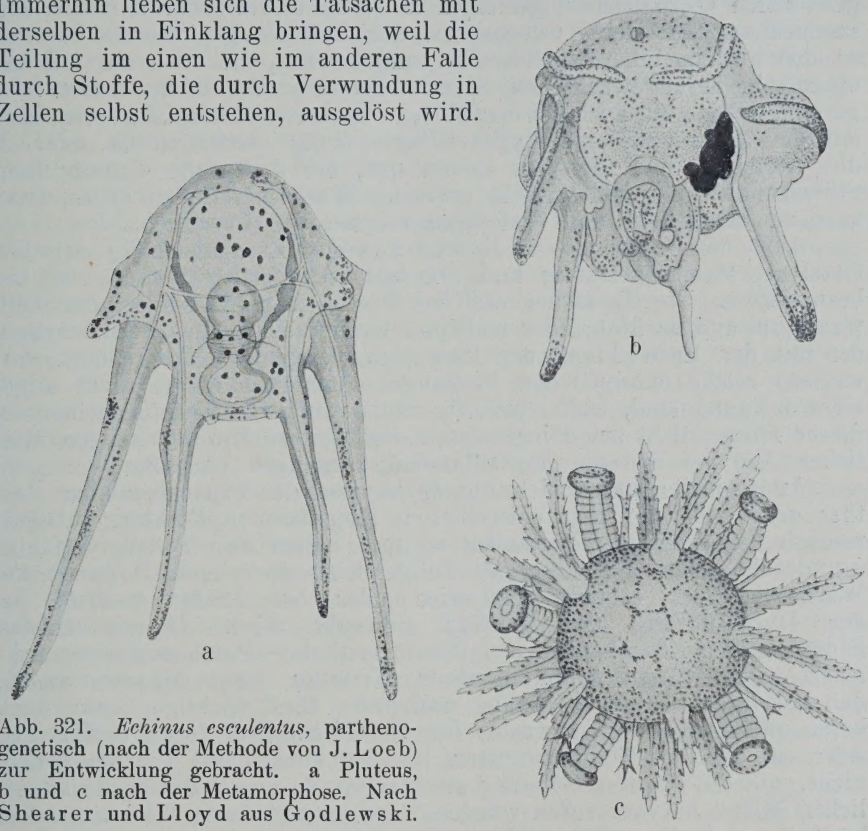


Abb. 321. *Echinus esculentus*, parthenogenetisch (nach der Methode von J. Loeb) zur Entwicklung gebracht. a Pluteus, b und c nach der Metamorphose. Nach Shearer und Lloyd aus Godlewski.

Wenn wir nochmals zusammenfassend die Versuche über künstliche Parthenogenese bei tierischen Eiern betrachten, so läßt sich als sicheres Ergebnis nur feststellen, daß allerhand cytolytisch wirkende Stoffe, aber auch Verletzungen der Oberfläche eine Veränderung im Ei hervorrufen, die vielfach mit einer Herabsetzung der Oberflächenspannung (Heilbrunn) und einer Erhöhung der Permeabilität (Lillie) verbunden ist, und daß im Gefolge davon eine starke Oxydationssteigerung (Warburg) eintritt. Bei Seesterneiern genügt der erste Eingriff, um eine normale Entwicklung zu erzielen, während bei den Eiern der übrigen Tiere durch Oxydationshemmung, durch Erhöhung des osmotischen Druckes oder Einfuhrung von Substanzen aus dem Blutplasma usw. eine Regulierung der Zelle herbeigeführt werden muß da sonst die Entwicklung anormal und pathologisch verläuft. In allen Fällen genügt aber für die Auslösung der Kern- und Zellteilung der erste Eingriff. Für das eigentliche Problem der Physiologie der Kern-

und Zellteilung kommt somit auch nur diese erste Phase der künstlichen Parthenogenese in Betracht, und es fragt sich, was nun die positiven Ergebnisse der experimentellen Parthenogenese für die Theorie der Zellteilung bedeuten. Man muß zugeben, daß, so wichtig und interessant auch diese Ergebnisse sind, sie doch nicht ausreichen für eine allgemeine Theorie der Zellteilung. Es läßt sich heute noch nicht sagen, ob die nachgewiesenen Oxydationssteigerungen in einem nachweisbar kausalen Zusammenhang mit der Auslösbarkeit der Zellteilungen stehen, oder ob es sich nur um eine Begleiterscheinung handelt, die etwa nur bei den übermäßig herangewachsenen Eiern vorkommt. Vor allem müßte festgestellt werden, ob auch bei den übrigen normalen Zellteilungsvorgängen mit der Zellteilung eine Oxydationssteigerung verbunden ist, oder ob dies vielleicht nur für jene Zellen gilt, bei denen die Teilung lang niedergehalten ist und wir ein extremes Wachstum finden (Eier, Gregarinen, Schizonten und Makrogametocyten der Coccidien).

Auch die Frage, ob ein direkter kausaler Zusammenhang zwischen Cytolyse, Membranbildung und Oxydationssteigerung besteht, ist unbeantwortet. Die Tatsache, daß bei Protisten mit gesteigertem Zellwachstum und nachfolgender multipler Kernvermehrung (Erscheinungen, die mit der Entwicklung der Eier eine weitgehende Ähnlichkeit aufweisen) solche cytolytischen Vorgänge (Membranbildung) nicht allgemein bekannt sind, läßt vorläufig eine vorzeitige Verallgemeinerung dieser Dinge nicht zu. Hier müssen erst weitere Untersuchungen ähnlicher Art bei anderen Fortpflanzungsvorgängen einsetzen.

Andererseits lassen sich die Ergebnisse der experimentellen Parthenogenese mit der oben entwickelten Hypothese in Einklang bringen, wonach die Zelle gewissermaßen eo ipso immer zur Teilung befähigt ist, durch andere Faktoren des Zellgetriebes aber, speziell durch das Wachstum, sei es nur zeitweise oder bei Eiern dauernd an der Durchführung der Teilung gehemmt wird. Die erwähnten Einwirkungen durch welche die künstliche Parthenogenese ausgelöst wird, würden dann in ihrer Wirkung darin übereinstimmen, daß sie diese Teilungshemmung aufhöben. Eine wichtige, wenn auch keine unbedingte Voraussetzung für die Richtigkeit dieser Auffassung wäre es, daß die Teilungscentren bei der künstlichen Parthenogenese nicht, wie die meisten Forscher annehmen, „de novo" durch die künstlichen Mittel hervorgerufen würden, sondern daß deren Wirkung darin bestände, daß das rückgebildete „latente" Eicentrosom durch sie nur wieder zu erhöhter Tätigkeit angeregt wird. Wir haben früher an anderer Stelle die Gründe kennen gelernt, die uns bewogen haben, vorderhand an dieser letzten Auffassung festzuhalten. Auch hier handelt es sich zunächst um rein theoretische Vorstellungen, deren Gültigkeit durch weitere experimentelle und cytologische Untersuchungen geprüft werden muß: ihr Vorteil gegenüber den übrigen Hypothesen der Auslösung der Zellteilung besteht darin, daß sie es gestattet, all die verschiedenartigen von verschiedenen Gesichtspunkten aus gewonnenen Ergebnisse einheitlich unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zu bringen.

2. Mechanismus der Kern- und Zellteilung.

Die komplizierten Vorgänge bei der mitotischen Kern- und Zellteilung, die an morphologisch so auffallende und konstant auftretende Strukturen geknüpft sind, haben natürlich vielfach dazu verlockt, mehr oder minder eingehend ausgearbeitete Vorstellungen über den Mechanis-

mus dieses Prozesses zu entwickeln. Die scharf hervortretenden fibrillären Strukturen, die die Centren mit den Chromosomen verbinden (Spindelpolteile resp. Mantelfasern), haben zunächst den Gedanken nahegelegt, daß es sich hier um kontraktile Fibrillen handele, durch deren Tätigkeit die Chromosomen an die Pole befördert würden, eine Auffassung, die schon van Beneden und Boveri vertreten haben, jedoch am eingehendsten und in einseitigster Weise von Heidenhain ausgearbeitet wurde. Andere Forscher dagegen (wie Drüner, Meves, R. Hertwig) haben aus gewissen morphologischen Bildern mehr auf eine stemmende Wirkung der Strahlen, speziell der Centralspindel, geschlossen. Wieder andere (Fol, Ziegler, Hartog, Gallardo, Lillie usw.) haben auf die große Ähnlichkeit der achromatischen Fasersysteme mit Kraftliniensystemen, wie sie in elektrischen und magnetischen Feldern zutage treten, hingewiesen und verschiedene elektrische Teilungshypothesen entwickelt. Und schließlich hat eine Gruppe (Bütschli und Rhumbler) die achromatischen Teilungsstrukturen als Zugtrajektorien zu deuten versucht, hervorgerufen durch Strömungen des Hyaloplasmas der Wabenwände gegen das Centrosom und durch chemische Bindung von Wasser im Centrum, wodurch infolge von Volumenverkleinerung ein centripetal gerichteter Zug entstehen muß. Diese letzte Hypothese ist schon von Bütschli mit der Annahme von lokalen Veränderungen der Oberflächenspannung zur Erklärung der Zellteilung kombiniert worden. Speziell Rhumbler hat eingehend versucht, sie unter Zugrundelegung der Wabenstruktur mit den verschiedenen Teilvorgängen und den Verhältnissen der lebenden Zelle in Einklang zu bringen.

Alle diese Hypothesen vermögen in keiner Weise die Gesamtheit der Phänomene, die die mitotische Kernteilung darbietet, zufriedenstellend zu erklären, wenn auch einzelne von ihnen fraglos richtige Gesichtspunkte zum Verständnis einzelner Teilphänomene und somit wertvolle Ansatzpunkte zur weiteren Forschung enthalten. Der Grundfehler dieser Anschauungen, selbst derjenigen, die richtige Gesichtspunkte enthalten, ist der, daß sie in einseitiger Weise (nur die Hypothese von Bütschli macht darin eine rühmliche Ausnahme) die ganzen Phänomene der Kern- wie der Zellteilung aus einem Prinzip erklären wollen. Das ist aber nicht angängig. Nicht nur sind die Kern- und Zellteilung weitgehend voneinander unabhängige Prozesse, sondern auch die Kernteilung selbst enthält fraglos Einzelvorgänge, die mehr oder minder voneinander unabhängig ablaufen. Die wesentliche Unabhängigkeit der Zellteilung zeigen nicht nur die vielfachen intranukleären Teilungsvorgänge der Protistenkerne und der Umstand, daß die Kernteilung häufig nicht von Zellteilung gefolgt wird, sondern auch verschiedene experimentelle Erfahrungen bei der Mitose der höheren Tiere, die ja gerade durch das Zusammenwirken von Kern- und Zellteilung ausgezeichnet ist und die von den eingangs erwähnten Hypothesen allein berücksichtigt wird. So teilen sich, um nur ein Beispiel zu nennen, im ätherisierten Seeigelei die Kerne ungestört weiter, während die Zellteilung völlig unterbleibt. Aber auch die Kernteilung ist, wie schon erwähnt, kein einheitlicher Vorgang und besteht, wie vor allem Boveri betont und gezeigt hat, aus zwei mehr oder minder unabhängigen Teilprozessen, der Chromosomenteilung und der Centrosomenteilung. Daß dem in der Tat so ist, zeigt einmal die Monasterbildung, bei der die Centrenteilung unterdrückt wird, die Chromosomenteilung sich aber in normaler Weise abspielt, andererseits das Vorkommen von Centrenteilungen und Spindelbildungen

ohne Chromosomen in manchen doppelt befruchteten Eiern, wobei auch diese völlig normal ablaufen. Die normale mitotische Kernteilung kommt erst zustande durch das harmonische Zusammenwirken der beiden unabhängigen, autonomen Prozesse. Die bisher vorliegenden Hypothesen suchen jedoch nur die Verteilung der bereits geteilten Chromosomen mechanisch zu erklären, während die Tatsache der autonomen Teilung der Chromosomen unbeachtet bleibt. Über die Ursache und den Mechanismus der Chromosomenteilung wissen wir aber zurzeit nichts, ja es liegen darüber sogar keinerlei hypothetische Vorstellungen vor. Wenn wir von der Chromosomenteilung absehen, so müssen wir daher bei der Erörterung der Versuche, den Mechanismus der Mitose zu erklären, scharf auseinanderhalten, was sie für die Kernteilung und was sie für die Zellteilung leisten, und wir müssen berücksichtigen, wie weit sie mit den klargestellten Phänomenen der Mitose der Zellen höherer Tiere sowie der Protisten in Einklang stehen.

Nach diesen Vorbemerkungen wenden wir uns zunächst einer kritischen Betrachtung der eingangs skizzierten bisherigen Hypothesen zu und berichten dabei zugleich über die wenigen vorliegenden Beobachtungen und Experimente, die wenigstens für die Mechanik einzelner Teilvorgänge der Mitose sichere Grundlagen und somit Anhaltspunkte enthalten zur weiteren Erforschung dieser schwierigen Fragen.

Für eine kontraktile Wirkung der Fibrillen speziell im Sinne der Heidenhainschen Hypothese, die das Weiterbestehen von in elastischer Spannung verharrenden sog. „organischen Radien" auch während der Zellruhe annimmt, liegt nicht der geringste Anhaltspunkt vor. Alle Erfahrungen über die kolloidalen Zustände der ruhenden und sich teilenden Zellen ergeben eindeutig, daß die Faserstrukturen erst sekundär zu Beginn der Mitose in dem flüssigen Protoplasma entstehen, und die Bilder der Anaphase zeigen nichts, was eine kontraktile Verkürzung der Fasern beweisen könnte. Es ist zwar zuzugeben, daß manche Bilder, die Annahme, daß die Chromosomenhälften auseinandergezogen werden, durchaus nahelegen. Daß aber eine Zugwirkung nicht überall angenommen werden kann, geht daraus hervor, daß 1. vielfach eine Verankerung der Spindelpolteile, ohne die ja eine Zugwirkung nicht zustande kommen könnte, fehlt, daß 2. die Verkürzung der Polteile nicht überall stattfindet und daß 3. die auseinanderweichenden Polteile eine Form annehmen, die eine Zugwirkung unwahrscheinlich macht.

Aber auch die Zurückführung der mitotischen Teilungsbilder auf elektrische oder magnetische Kraftfelder vermag diesen Vorgang nicht zu erklären, so verblüffend auch die Ähnlichkeit mit solchen Kraftfeldern zu sein scheint. In einem Kraftfeld müssen entweder die beiden Pole der Kernteilungsfigur eine gegenteilige Ladung besitzen, wie das Hartog annimmt, oder aber die Pole könnten gleiche Ladung, sagen wir positive, besitzen, dann müssen die Chromosomen negative Ladung enthalten (Gallardo). Mit der ersten Auffassung steht das Vorkommen von Diagonalspindeln, wie sie bei vierpoligen Teilungsfiguren häufig beobachtet werden, nicht im Einklang (Baltzer) (Abb. 322), da die Diagonalspindeln zwischen Polen gleicher Ladung zur Ausbildung kämen. Zugunsten der zweiten Auffassung ließe sich der Umstand anführen, daß Kerne und Chromosomen im elektrischen Strom zur Anode gehen, also negative Ladung besitzen (Lillie, Pentimalli), das Plasma sich dagegen positiv verhält. Da aber auch bei Abwesenheit von Chromosomen Spindeln auftreten können (Abb. 323), so kann auch durch diese Feststellung vorderhand noch keine elek-

trische Theorie der Mitose begründet werden, wenn auch die chromosomenlosen Spindeln nicht ohne weiteres den echten Kernspindeln gleichgesetzt werden dürfen.

Dagegen sprechen gewisse Beobachtungen für eine zeitweise stemmende Wirkung, speziell der Centralspindel resp. des Spindelmittestückes. So sind die Infusorien und Amöben Bilder beobachtet worden, bei denen die Centralspindel in späteren Phasen innerhalb der erhaltenen Kernmembran einen leicht gewundenen Verlauf aufweist. Solche Bilder können dadurch zustande gekommen sein, daß die aus festeren elastischen Fibrillen bestehenden Spindeln in die Länge gewachsen sind, während die Kernmembran und das sie umgebende Protoplasma diesem Wachstum einen gewissen Widerstand entgegensetzen. Dazu kommt, daß Kühn bei dreipoligen Mitosen von Amöben eine stemmende Wirkung der Centralspindeln direkt bewiesen hat.

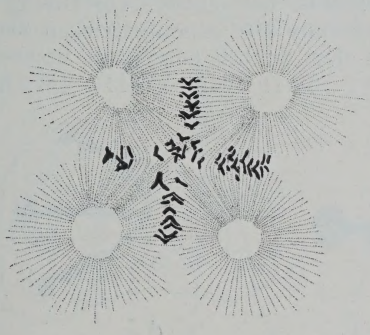


Abb. 322.

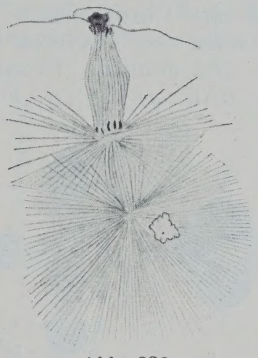


Abb. 323.

Abb. 322. Tetraster mit zwei Diagonalspindeln bei *Strongylocentrotus lividus* (Seeigel). Nach Baltzer aus Bruel.

Abb. 323. Anaphase der zweiten Reifungsteilung im Ei von *Nereis limbata* (Ringelwurm), Ausschnitt. *IR* erster Richtungskörper auf der Eioberfläche, *Sp* Spermienkopf im Ei. Zwischen dem Spermacentrum und dem unteren Eicentrum ist infolge abnormer Annäherung eine sekundäre Spindel entstanden. Nach Bonnevie aus Bruel.

In Kulturen von *Vahlkampfia bistadialis* treten unter gewissen Bedingungen zahlreiche multiple Mitosen „Dreier" und „Vierer" auf. Bei den sogenannten T-Figuren setzt sich auf einer normalen „Hauptspindel" in der Mitte der Teilungsfigur eine „Nebenspindel" an (Abb. 324a, b). Bei einer Zugwirkung von den Spindelpolen aus müßten in der Anaphase und Telophase die Winkel zwischen den beiden Hälften der Hauptspindel und der Nebenspindel größer als 90° sein. Statt dessen sind sie kleiner, besonders in den späteren Telophasen, wie das einer Druckwirkung der Pole durch Widerstände der gehemmten Nebenspindel gegen ihren Ansatzpunkt an der Hauptspindel entspricht (Abb. 324c, d).

Trotzdem somit eine gewisse stemmende Wirkung der Centralspindel in den Ana- und Telophasen erwiesen scheint, so genügt das keineswegs, um den ganzen Verlauf und Mechanismus der mitotischen Kernteilung zu erklären, sondern es ist nur für eine bestimmte Phase einer der mitwirkenden Faktoren nachgewiesen. Nur das Auseinanderweichen der Chromosomen in der Anaphase kann dadurch verständlich werden, und auch das nur unter der Annahme, daß die Chromosomen durch die Mantelfasern dabei gleichzeitig festgehalten werden. Die Stadien der Pro- und Metaphase sind jedoch dadurch nicht zu erklären.

Das Zustandekommen der letzteren vermag dagegen eine Auffassung verständlich zu machen, die kürzlich Bělař auf Grund eingehend morphologischer Vergleichung der bei der Entwicklung der verschiedenartigen Mitosen auftretenden Bilder im Zusammenhang mit gewissen experimentellen Erfahrungen entwickelt hat. „Alle genauer analysierten Fälle zeigen, daß die Spindel als Differenzierung von zwei einander opponierten Bildungsherden (Centren) fortschreitet. In dem Maße, als sich diese beiden Halbspindeln einander nähern, sehen wir die Chromosomen der äquatorialen Anordnung zustreben." Es sei hier nur auf die Kernteilung vom *Pamphagus hyalinus* hingewiesen, die deutlich erkennen läßt, wie die anfangs zerstreuten Chromosomen zu Beginn der Spindelbildung an zwei Stellen von der Kernmembran zurückweichen, bis sie unter äquatorialer Ausdehnung des Kernes das Stadium der Äquatorialplatte erreichen (s. Abb. 246 S. 303). Das sieht ganz so aus, als ob die Chromosomen von zwei Seiten her durch Ausbildung und Wachstum von Gelsäulen in die Äquatorialplatte hineingetrieben werden. Diese und ähnliche Tatsachen lassen den Schluß berechtigt erscheinen, daß „den aktiven Fasern der Spindelpolteile (Mantelfasern) unter anderem die Funktion zukommt, die Chromosomen in eine äquatoriale Lage zu bringen".

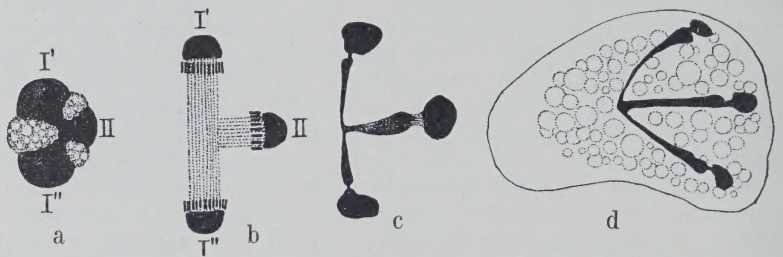


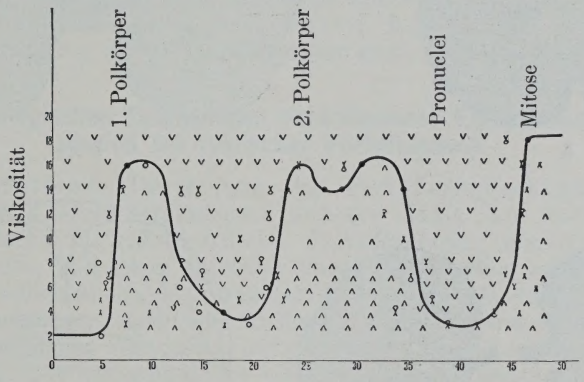
Abb. 324. *Vahlkampfia bistadialis.* „T-Figuren". a, b Pro- und Anaphase (schematisiert, Karyosom resp. Polkappen schwarz ausgefüllt; Chromatin in a hell; I' und I'' Hauptspindeln, II Nebenspindel); c und d verschiedene Telophasen, die die Winkel zwischen den einzelnen Halbspindeln und die Verbiegung des T-Balkens durch die Nebenspindel zeigen. Sublimatalkohol, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500fach. Nach Kühn 1921 aus Bělař.

Ob weiterhin in den Anaphasen und Telophasen auch noch Zugwirkungen der Mantelfasern im Sinne der Bütschli-Rhumblerschen Anschauungen zur Geltung kommen, darüber läßt sich zurzeit nichts Sicheres aussagen. Nur so viel steht fest, daß dieser Auffassung, wie sie speziell in der ausgearbeiteten Hypothese Rhumblers vorliegt, dadurch Schwierigkeiten erwachsen, daß die neueren Untersuchungen über den Aggregatzustand der Spindeln doch in hohem Maße für eine stark gelatinöse Beschaffenheit derselben sprechen. Das ergibt sich einmal durch die Zentrifugierungsversuche, bei denen eine Verlagerung der ganzen Spindeln innerhalb des Protoplasmas stattfand (Conklin u. a.), sowie durch Beobachtungen über die Einstellung der Brownschen Molekularbewegung vom Moment der Anaphase ab (Bělař).

Immerhin wären Kontraktionswirkungen innerhalb der Astrosphären im Sinne dieser Hypothese möglich. Und diese würden dann, wie Rhumbler eingehend ausgeführt hat, alle weiteren Vorgänge der Kern- und Zellteilung erklären. Der Vorteil der theoretischen Durcharbeitung

dieser Hypothese ist aber auf der anderen Seite ein großer Nachteil, da alle weiteren Erscheinungen allein von einer Voraussetzung aus erklärt werden. Diese Voraussetzung, das Auftreten von Zugtrajektorien bei der Bildung der Polstrahlen, ist aber in keiner Weise sichergestellt, und dazu kommt noch, daß die Polstrahlen überhaupt keine allgemeine Erscheinung der tierischen und pflanzlichen Mitosen darstellen. Sie sind somit unwesentliche Teilerscheinungen der Mitose und können daher nicht zur Grundlage einer umfassenden Hypothese gemacht werden.

Bütschli selbst hatte wenigstens ursprünglich auch noch die Mitwirkung von Diffusionsströmen zur Entstehung der Strahlen und Spindeln herangezogen, eine Auffassung, die zwar später mehrfach bestritten wurde, zu deren Gunsten sich aber experimentelle Erfahrungen von Chambers anführen lassen, der festgestellt hat, daß mit der Mikrodissektionsnadel künstlich eingeführte Plasmagranula auf die Centrosphären zuwanderten. Das Vorkommen von Strömungen steht natürlich in keiner Weise im Widerspruch zu der angenommenen gelartigen,



Zeit in Minuten nach der Befruchtung.

Abb. 325. Kurve, welche die Änderung der Viskosität bei der Befruchtung, Reifung und Teilung des Eies von *Cumingia* anzeigt. Nach L. V. Heilbrunn.

starren Beschaffenheit der Gesamtspindel. In Anbetracht der wahrscheinlich starren Natur der Spindel kann durch Strömungen nicht die gesamte Mitosefigur erklärt werden, wenn sie auch für den Gesamtablauf eine gewisse Rolle spielen sollten.

Damit kommen wir schließlich noch auf die neuen Erfahrungen, welche speziell amerikanische Forscher über die Änderungen der Viskosität während der Mitose gemacht haben, Chambers bei direkter Beobachtung mit Hilfe der Mikrodissektionsnadel, Heilbrunn durch Messen des Grades der Verlagerung von Protoplasmagranula bei Zentrifugierung während der verschiedenen Stadien. Beide fanden ein starkes Anwachsen der Viskosität bei Beginn der Mitose, das nach Chambers bis zum Schlusse anhält, während Heilbrunn von der Metaphase an ein deutliches Abfallen, kurz vor der Zellteilung eine zweite maximale Steigerung des Viskositätsgrades feststellt (Abb. 325). Fraglos ergibt die Heilbrunnsche Methode einwandfreiere Resultate, so daß seine Ergebnisse die genaueren sein dürften.

Diese Ergebnisse sind vorderhand für eine vollständige Theorie der Mitose noch nicht ausreichend, sie zeigen jedoch, daß abwechselnde

Gel- und Solbildungen in der Zelle (die natürlich auch mit Diffusionsströmungen und der Ausbildung von Zugtrajektorien verbunden sein können) für das Zustandekommen und den Verlauf der Mitose von großer Bedeutung sind, und stellen somit im Zusammenhang mit den übrigen schon erwähnten mehr oder minder gesicherten Momenten für eine künftige Theorie wertvolles Material dar.

Bisher ist noch nicht näher auf den Mechanismus der **Zellteilung** eingegangen worden, den die früheren Hypothesen zugleich als Folge des von ihnen angenommenen Kernteilungsmechanismus abgeleitet haben. Die schon eingangs hervorgehobene Unabhängigkeit der Zellteilung verlangt aber direkt auch die Annahme besonderer Faktoren für sie. Einzig

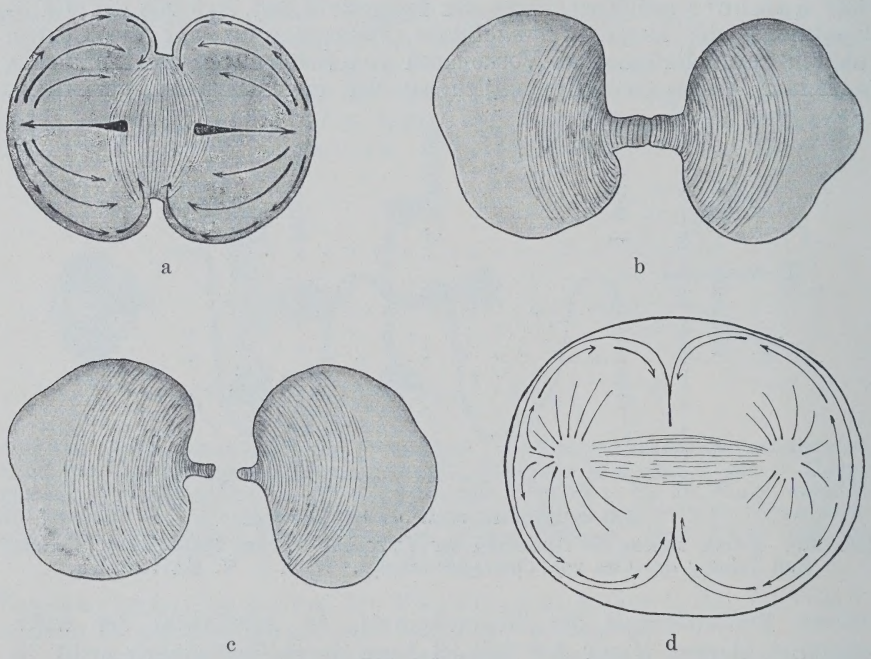


Abb. 326. a—c Ein- und Durchschnürung eines Nachtlichteröl-Olivenöltropfens mit 2 Ausbreitungszentren; d allseitige Einschnürung des Eies von *Rhabditis dolichura* im Leben. Die Pfeile deuten die beobachteten Strömungen an. Nach Spek.

Bütschli hat solche auch früher schon angenommen (allerdings in verständlicher und berechtigter Weise dieselben aus seinem Kernteilungsmechanismus abzuleiten versucht), nämlich die Verminderung der Oberflächenspannung an den zwei Polen der sich teilenden Zelle, und die daraus resultierende Zunahme der Oberflächenspannung am Äquator, die dann zur Durchschnürung führen muß. Es war theoretisch zu erwarten, daß solche Oberflächenspannungsänderungen bei sich teilenden Eiern von den Polen gegen den Äquator gerichtete Strömungen hervorrufen werden, die von Erlanger auch tatsächlich in Nematodeneiern auffand. Neuerdings hat Spek diese Frage nochmals eingehend theoretisch und mikroskopisch geprüft und die Annahme weitgehend sichergestellt. Zunächst konnte er am anorganischen Modell die erwartete

Erscheinung nachahmen und somit theoretisch bestätigen. Im Wasser schwebende oder ruhende Öl- oder Quecksilbertropfen, deren Oberflächenspannung er an sich gegenüberliegenden Polen (bei den Oeltropfen durch in die Nähe gebrachte Sodakriställchen) verminderte, schnürten sich in dem Aequator als einer Zone relativ höherer Oberflächenspannung ein und teilten sich schließlich in 2 Tropfen, wobei von den Polen aus allseitig ein oberflächlicher „Ausbreitungsstrom" nach dem Aequator ausgeht, der hier gegen das Innere des Tropfens einbiegt (Abb. 326 a—c). Genau dieselben gesetzmäßigen Strömungen konnte Speck auch an den sich furchenden Eizellen verschiedener Nematoden beobachten (Abb. 326 d). Dauerte die Durchschnürung der Zellen hier, wie bei den Zellen anderer Tiere länger als 7—8 Minuten, so werden die Strömungen zu langsam, um als solche wahrgenommen zu werden. Auch der Strömungsverlauf bei einseitiger Durchschnürung des Zelleibes sowie die Erscheinungen bei der Bildung der Richtungskörper entsprechen ganz den theoretischen Erörterungen. Aus diesen Beobachtungen und Untersuchungen darf man mit Spek den Schluß ziehen, daß die Teilung der Zelle durch Erhöhung der Oberflächenspannung der Einschnürungszone zustande kommt.

b) Die physiologischen Bedingungen verschiedener Fortpflanzungsweisen speziell bei zyklischer Fortpflanzung.

Die vergleichende Darstellung der Fortpflanzungsvorgänge hatte uns gezeigt, daß viele Organismen mehrere Arten der Fortpflanzung aufweisen, einerseits geschlechtliche Fortpflanzung, andererseits sog. ungeschlechtliche, und zwar entweder durch Einzelzellen oder Parthenogenese (eingeschlechtlich) oder vegetative Vermehrung durch vielzellige Fortpflanzungskörper. Die verschiedenen Fortpflanzungsweisen folgen oft in regelmäßigem Wechsel, indem meist eine oder mehrere ungeschlechtliche, parthenogenetische oder vegetative Vermehrungsprozesse sich abspielen und dann eine geschlechtliche Generation folgt. Man hatte früher allgemein angenommen, daß bei zyklischen Fortpflanzungsvorgängen dieser Art die Folge der einzelnen Generationen und Vermehrungsarten und die Auslösung des Überganges von einer Vermehrungsart zur anderen rein aus inneren Entwicklungsprozessen heraus erfolge. Und dieselbe Auffassung hegte man auch bezüglich des Eintritts der Fortpflanzungsvorgänge bei Organismen mit rein geschlechtlicher Fortpflanzung (höhere Tiere und Pflanzen). Man glaubte, daß das Auftreten der Blütenbildung bei Pflanzen und die Ausbildung der Geschlechtszellen bei Tieren streng aus inneren Entwicklungsprozessen heraus verursacht sei. Es ist das große Verdienst von Klebs seit den 80iger und 90iger Jahren des vorigen Jahrhunderts zusammen mit seinen Schülern durch eine große Anzahl von Arbeiten gezeigt zu haben, daß diese Auffassung nicht richtig ist, sondern daß die einzelnen Fortpflanzungsvorgänge durch bestimmte Außenfaktoren auslösbar und somit einer kausal physiologischen Untersuchung zugängig sind. Klebs hatte zwar das eigentliche Grundphänomen der Fortpflanzungsphysiologie, das Verhältnis von Zellwachstum zu Zellteilung, das wir im vorigen Abschnitt behandelt haben, bei seinen Versuchen und Betrachtungen ausgeschaltet, indem er diesen Vorgang irrtümlicherweise mit dem Wachstum identifizierte und sich zunächst nur mit der bescheideneren und leichter lösbaren Aufgabe begnügte,

den Einfluß der verschiedenen Außenfaktoren auf die verschiedenen Arten der Fortpflanzung zu ermitteln. Doch ist es verständlich, daß seine vielseitigen Versuche auch öfter das Grundproblem berührt haben, und später hat er auch versucht, Aufklärung zu gewinnen über die tiefere und schwierigere entwicklungsphysiologische Frage, nämlich die Frage nach dem Zusammenhang zwischen der Wirkung der äußeren Faktoren und inneren Veränderungen der Zellen, die zu einer bestimmten Fortpflanzung führen. Ausgehend von Versuchen an Algen und Pilzen mit ihrem reichen Wechsel an verschiedenen Fortpflanzungsarten hat Klebs später auch die Physiologie der Fortpflanzung höherer Pflanzen mit Erfolg in Angriff genommen. Auf zoologischem Gebiet ist die Auffassung von der Allherrschaft der inneren Entwicklungsbedingungen für die verschiedenen Fortpflanzungsarten bis in die neueste Zeit hinein herrschend geblieben und erst in den letzten Jahren sind auf diesem Gebiet die Fragen unter ähnlichen Gesichtspunkten wie die Klebsschen Versuche und mit ähnlich exakten oder womöglich noch exakteren Mitteln in Angriff genommen worden.

Wir beginnen mit den Untersuchungen an Algen und Pilzen, wobei wir aber von dem außerordentlich reichen Tatsachenmaterial der verschiedenen Versuche nur einige wenige charakteristische Beispiele herausgreifen können. Einige der einfachsten Beispiele eines primären (homologen) Generationswechsels und seiner völligen Abhängigkeit von Außenbedingungen bieten verschiedene Volvocineen, von denen schon Klebs in *Chlamydomonas media* eine Form genauer in dieser Hinsicht analysiert hat. Die agame Vermehrung dieser *Chlamydomonas*-Art vollzieht sich ähnlich wie bei den früher geschilderten *Chlorogonium* (s. Abb. 279 S. 333) durch zwei oder drei rasch aufeinander folgende Teilungen, wobei 4 oder 8 Teilsprößlinge (Agameten oder Zoosporen) gebildet werden (Abb. 327). In der freien Natur tritt von Zeit zu Zeit, häufig bei sonst ungünstigen Lebensbedingungen, eine geschlechtliche Fortpflanzung auf, die sich in derselben Weise durch Vier- oder Achtteilung vollzieht. Die zweigeißeligen Gameten unterscheiden sich von den Agameten dadurch, daß der Protoplasmakörper innerhalb der Zellmembran, bald nach Entleerung der Schwärmer, gegen das Vorderende sich kontrahiert (Abb. 327 E). Je zwei solcher Gameten kopulieren miteinander, wobei sie aus ihrer Membran schlüpfen, und bilden dann eine Zygote, die sich ihrerseits mit einer Membran umgibt (Abb. 327 F, G). Klebs hat nun gezeigt, daß man diese Chlamydomonade dauernd rein agam weiter kultivieren kann, also niemals Gametenbildung und Kopulation auftritt, wenn man sie in Nährsalzlösung (Knopsche Lösung) von 0,2—0,4 Proz. Salzgehalt hält. Dagegen gelingt es jederzeit, die geschlechtliche Fortpflanzung und Befruchtung auszulösen, wenn man diesen Phytoflagellaten bei mittlerer Temperatur und guter Beleuchtung aus der Nährsalzlösung in destilliertes Wasser überführt. Die Zellen werden am 2. und 3. Tage etwas kleiner und am 4. Tage tritt dann ausschließlich Gametenbildung auf. Wenn man die Zellen längere Zeit (vier bis fünf Wochen im Winter und Frühjahr) in ein und derselben alten Kulturlösung beläßt, dann hört schließlich die Bewegung sowie auch das Wachstum und die Teilung auf. In diesem Zustande haben die Zellen ihre Reaktionsfähigkeit, beim Übergang in Wasser Gameten zu bilden, verloren. Sie kann aber wieder hervorgerufen werden, wenn man den Flagellaten mehrmals hintereinander in frische Nährlösung überführt. Die Re-

aktionsfähigkeit hängt also auch in hohem Maße von dem Vorleben der betreffenden Zellen ab.

Klebs zeigte ferner, daß es auch gelingt, die Gameten ohne Kopulation parthenogenetisch zur Entwicklung zu bringen und daß auch dies ganz von Außenbedingungen abhängt. Wenn man nämlich frisch gebildete Gameten wiederum zurück in eine Nährlösung von hohem Salzgehalt bringt, so unterbleibt die Kopulation, die Zellen kommen einzeln zur Ruhe, umgeben sich mit einer Membran und beginnen nach einiger Zeit sich wieder zu teilen.

Ähnlich wie hier die *Chlamydomonas* liegen die Verhältnisse auch bei den höheren Volvocineen. *Stephanosphaera, Gonium* und *Eudorina* pflanzen sich, wie Hartmann und Schreiber gezeigt haben, bei

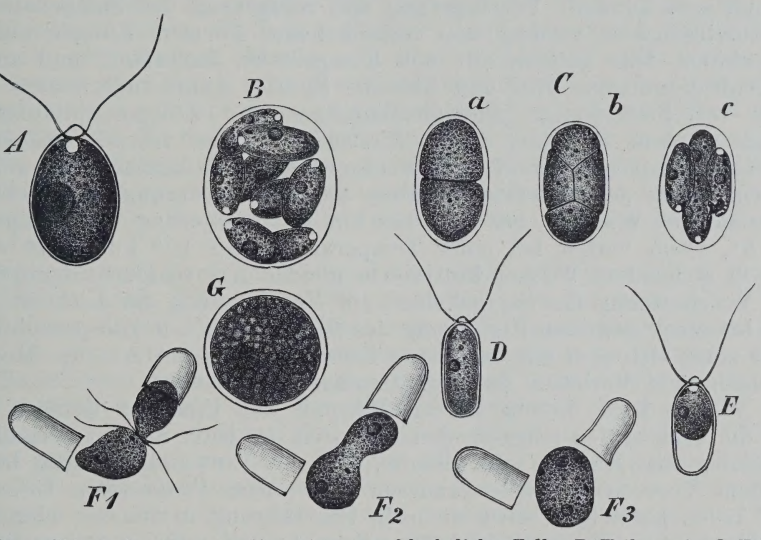


Abb. 327. *Chlamydomonas media.* A ungeschlechtliche Zelle, B Teilung in 8 Zellen, C Teilung; a—c mehrere aufeinander folgende Stadien; D Gamete, E Gamete mit kontrahiertem Plasmakörper. F_1—F_2 Stadien der Kopulation, *G* Zygote. Vergr. 1100fach. Nach Klebs.

Kultur in Nährsalzlösung dauernd agam fort. Bei *Stephanosphaera* tritt durch Überführung in Wasser, also genau wie bei der oben beschriebenen *Chlamydomas*, die geschlechtliche Fortpflanzung auf (Hartmann), während nach Schreiber bei *Gonium* und *Eudorina* die geschlechtliche Vermehrung dadurch ausgelöst werden kann, daß man zunächst durch reichliche Vermehrung in einer verhältnismäßig geringen Menge von Kulturflüssigkeit eine sehr starke Entwicklung der agamen Formen hervorruft und dann diese stark bevölkerten Kulturen sich selbst überläßt. Dann erfolgt offenbar infolge von Nahrungsmangel mit Regelmäßigkeit die geschlechtliche Fortpflanzung.

Auch für Protozoen, die Sonnentierchen *Actinophrys sol* und *Actinosphaerium eichhorni*[1]) (uned.), hat Bělař neuerdings ähnlich einfache Verhältnisse nachgewiesen. Die Kultur in einer reinen Nährlösung mit gutem Futter bewirkt rein agame Vermehrung; in einer stark be-

1) Gerade *Actinosphaerium* ist eine der Formen, für die auf Grund älterer Untersuchungen die alleinige Wirksamkeit innerer Bedingungen angenommen wurde.

völkerten Kultur tritt bei Nahrungsmangel geschlechtliche Fortpflanzung auf. Auch bei Myxomyecten wirkt nach Klebs und Bělař (uned.) Hunger auslösend auf das Auftreten der Geschlechtsgeneration. Bei *Stephanosphaera* und *Actinophrys* gelingt es aber auch andererseits die erste aus der Cystozygote sich entwickelnde Kolonie resp. das erste Individuum direkt zur Gametenbildung zu veranlassen, mithin die agamen Generationen völlig auszuschalten. Klebs hatte bereits früher dasselbe Resultat mit *Vaucheria* (Alge) und *Saprolegnia* (Pilz) erzielt.

So einfach liegen aber die Verhältnisse in der Regel nicht und die Versuche von Klebs und seinen Schülern an anderen Algen und Pilzen haben gezeigt, daß die verschiedenartigsten äußeren Bedingungen für das Auftreten von Zoosporenbildung wie von Gametenbildung ausschlaggebend sein können. Verringerung wie Steigerung des Salzgehaltes der Kulturflüssigkeit vermag bei verschiedenen Formen Zoosporenbildung auszulösen. Das gleiche gilt von Temperatur, Sauerstoff und anderen Außenbedingungen. Ein und dieselbe Spezies kann andererseits durch ganz verschiedenartige Außenbedingungen zur Zoosporenbildung veranlaßt werden. So bildet das in fließendem Wasser lebende *Oedogonium pluviale* Zoosporen sowohl bei Verringerung des Salzgehaltes als auch bei Verringerung des Sauerstoffgehaltes (bei dem Übergang aus fließendem in stehendes Wasser), bei Senkung und bei Steigerung der Temperatur um 5°, wenn vorher bei einer Temperatur unter 10° kultiviert wurde. Die in stehendem Wasser kultivierte gleiche Art reagierte dagegen nur auf Verringerung des Salzgehaltes, auf Verringerung der Lichtintensität und bei einer gewissen Steigerung des Salzgehaltes mit Zoosporenbildung. Hier zeigt sich also ein deutlicher Unterschied in der Art der Reaktion je nach dem Vorleben des betreffenden Organismus.

Während zu diesem letzten Beispiel der Einwand möglich wäre, daß die verschieden reagierenden Kulturen der betr. Spezies verschiedene physiologische Rassen sein könnten, ist der Einwand hinfällig bei folgendem Versuch mit einer anderen Alge, dem *Protosiphon botryoides*. Auf Lehm kultiviert, wird sie nach Überführung in Wasser oder Nährsalzlösung zur Zoosporenbildung gebracht; andererseits ist nach einer Kultur in Nährlösung die Verdunkelung das wirksamste Mittel. Mit diesen wenigen Beispielen von Auslösung der Zoosporenbildung wollen wir uns begnügen; die Mannigfaltigkeit, die in bezug auf die Wirkung der verschiedenartigsten Faktoren hinsichtlich der Zoosporenbildung der Algen herrscht, wird allerdings damit nur in geringem Maße angedeutet.

Weit geringer ist die Mannigfaltigkeit der wirksamen, auslösenden Bedingungen für die geschlechtliche Fortpflanzung der Algen. Hier treten zwei Faktoren als besonders wesentlich hervor, die Steigerung der Lichtintensität, die eine Vermehrung der C-Assimilate bedingt, und die Verminderung gewisser Nährsalze. Soweit die wenigen bisher untersuchten Arten ein allgemeineres Urteil erlauben, scheint für die geschlechtliche Fortpflanzung der Algen allgemein eine starke Intensität des Lichtes eine unbedingte Vorbedingung zu sein. Den 2. wichtigen Faktor, die Verringerung der anorganischen Nährsalze, haben wir schon in den obigen Beispielen kennen gelernt. Bei *Chlamydomonas media* hindern Nährlösungen von 0,05 Proz. jegliche geschlechtliche Fortpflanzung, bei *Eudorina* und *Gonium* selbst solche von 0,01 Proz. Nach Versuchen von Benecke an Spirogyren scheint es dabei hauptsächlich auf die Verminderung der N-haltigen Stoffe in Gegenwart des Phosphors

anzukommen. Das Vorleben der Kulturen spielt für die Auslösung der geschlechtlichen Fortpflanzung eine noch wichtigere Rolle als bei der Zoosporenbildung. Die Algen können durch gewisse Bedingungen des früheren Lebens in einen Zustand geraten, in welchem die Wirkung von Außenfaktoren, die sonst mit Sicherheit Sexualität auslösen, völlig wirkungslos bleibt. Da in den meisten Fällen die Lebensbedingungen der verschiedenen Algen bei weitem nicht vollständig und genau genug bekannt sind — das ist selbst dann der Fall, wenn sie gut kultivierbar sind — so kann in diesen Fällen nur eine noch weiter getriebene Analyse der einzelnen Bedingungen unter gleichzeitiger Beachtung verschiedener Außenfaktoren, die bisher meist vernachlässigt worden sind, wie Wasserstoffionenkonzentration, verschiedener Eisengehalt usw. weitere Aufklärung in dieser Frage bringen. So viel zeigen aber die Versuche heute schon, daß der Generationswechsel der Algen in weitgehendstem Maße, ja der vieler Formen sicher ganz ausschließlich von bestimmten Kombinationen verschiedener Außenbedingungen abhängig ist und daß nur quantitative Verschiebungen in dem Verhältnis der einzelnen lebensnotwendigen Außenbedingungen es bewirken, ob in einem Falle einfaches „Wachstum" (durch Zellteilung) oder Zoosporenbildung oder Gametenbildung eintritt.

Schließlich sei noch das Beispiel von einem Pilz geschildert, *Saprolegnia mixta* (Abb. 328). Dasselbe ist insofern von Interesse, als in der freien Natur dieser Pilz eine Folge von Fortpflanzungsvorgängen aufweist, die ganz auf inneren Entwicklungsbedingungen zu beruhen scheinen. *Saprolegnia* findet sich in der Regel auf toten Insekten, die ins Wasser gefallen sind, und die Pilzfäden durchwuchern zuerst den Insektenleib. Nach einiger Zeit wachsen dieselben aus dem Körper heraus und bilden in dem Wasser allseits ausstrahlende Hyphen (Abb. 328). Das Ende derselben gliedert sich ab und wird zu einem Zoosporangium, in dem eine große Anzahl zweigeißeliger Sporen zur Ausbildung gelangt (B). Später tritt eine geschlechtliche Vermehrung auf, indem Oogonien mit mehreren Eiern und Antheridien sich entwickeln (A). Wachstum, Zoosporenbildung und Geschlechtszellenbildung hängt nun von ganz bestimmten Außenbedingungen ab und man kann die normale Entwicklung nach den verschiedenen Richtungen hin umändern. Das Mycel wächst z. B. jahrelang rein vegetativ weiter, wenn stets für gute Nährstoffe gesorgt wird. Bringt man ein solches Mycel in reines Wasser, so geht es rasch und vollständig in der Bildung von Sporangien auf. In Lösungen von Leucin und Hämoglobin (0,1 Proz.) wächst der Pilz zunächst kräftig und geht, ohne Zoosporangien zu bilden, direkt zur Bildung von Geschlechtsorganen über. Wenn man dagegen verdünntere Lösungen von Hämoglobin (0,01 Proz.) verwendet, so werden auch Zoosporangien gebildet, aber erst nach Entstehen der Geschlechtsorgane; der normale Entwicklungsverlauf wird also völlig umgedreht. Eine einfache Überlegung zeigt, daß auch der normale Entwicklungsverlauf nicht, wie es zunächst scheint, unter konstanten Außenbedingungen abläuft, daß er nicht rein von innen heraus bewirkt wird. Denn erst wenn die Nahrungsstoffe im Insektenleib aufgebraucht sind, wächst der Pilz ins umgebende Wasser und wie in den Versuchen führt der Nahrungsmangel zur Zoosporenbildung.

Zusammenfassend geht also aus den Versuchen von Klebs und

seinen Schülern hervor, daß es keinen notwendig festgelegten, unumstößlichen „Zeugungskreis“ bei Algen und Pilzen gibt. Und dasselbe Resultat gilt auch für die wenigen bisher wirklich exakt untersuchten Protozoen (*Actinophrys*, einzelne Infusorien). Die wirksamen Eingriffe haben sich als außerordentlich verschieden erwiesen, und es hat sich für die Auslösung der verschiedenen Fortpflanzungsvorgänge nicht eine einzige bestimmte Ursache, etwa ein vorher gänzlich fehlender Reiz,

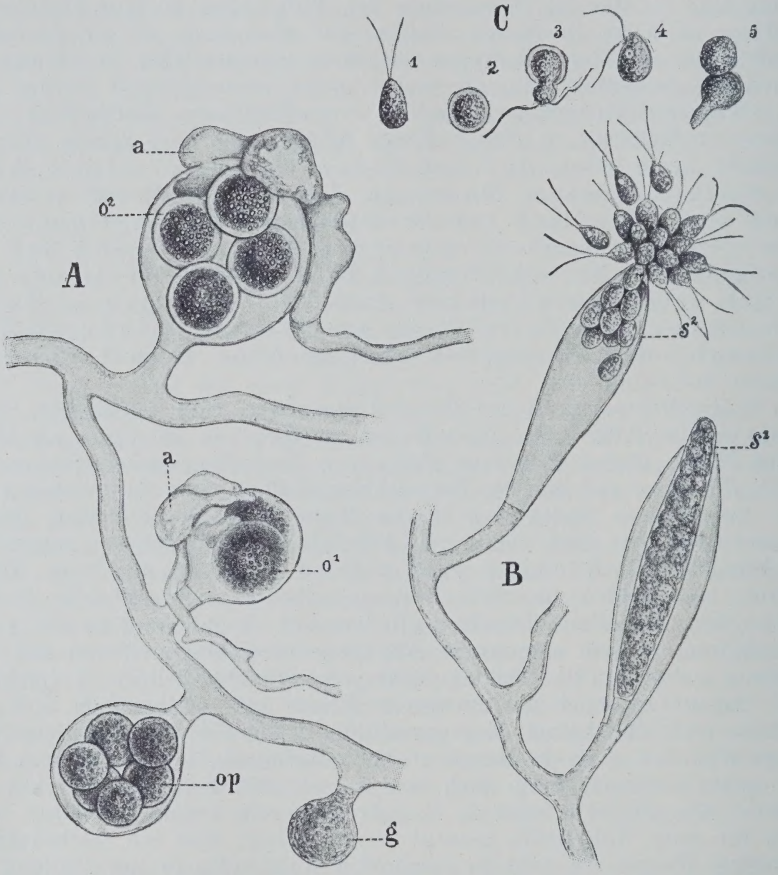


Abb. 328. *Saprolegnia elliptica* nach Klebs. A Faden mit Geschlechtsorganen. *a* Antheridien (*op* parthenogenetische Oospore), o^1 Ei, o^2 Oospore, *g* junges Oogon. B Faden mit Sporangien; s^1 Sporangium, das ein älteres Sporangium durchwachsen hat, s^2 Austritt der Schwärmer. C Schwärmspore; bei *2* zur Ruhe gekommen, *3—4* Bildung der zweiten Zoospore, *5* deren Fadenkeimung. Nach Klebs.

nachweisen lassen. Die Änderung der Fortpflanzung beruht vielmehr auf quantitativen Verschiebungen in der Gesamtheit der für den Stoffwechsel notwendigen Lebensbedingungen.

Diese quantitativen Verschiebungen rufen innere Veränderungen hervor, die man meist „innere“ Bedingungen nennt (andere Zustände des Protoplasmas), die für die andere Fortpflanzungsweise notwendig sind. Welcher Art diese inneren Bedingungen sind, wissen wir nicht. Nur soviel steht fest, daß das Auftreten der besonderen inneren

Bedingungen nicht an sich erblich fixiert ist, sondern von den Außenbedingungen abhängt. Erblich fixiert ist nur die Fähigkeit des Organismus, unter diesen Außenbedingungen die inneren Bedingungen zur Zoosporenbildung, unter andern die zur Gametenbildung usw. zu erlangen. Die Außenbedingungen bewirken entweder mehr oder minder direkt die notwendige Umstellung, oder ihre Wirkung macht sich erst später (evtl. im Zusammenwirken mit anderen Bedingungen) bemerkbar oder aber sie rufen äußerst geringfügige innere Änderungen hervor, die sich nach und nach summieren, so daß erst nach längerer Zeit, scheinbar völlig unabhängig von Außenbedingungen, ein Wechsel der Fortpflanzung auftritt. Im letzten Fall nimmt der Wechsel der Fortpflanzungsweisen vielfach einen streng periodischen Verlauf und es wird dann meist angenommen, daß er aus erblich fixierten inneren Bedingungen erfolge. Doch ist das meistens keineswegs der Fall, sondern erklärt sich in obiger Weise. So schreitet *Paramaecium aurelia* bei gleichmäßiger Kultur mit Bakterien nach ca. 30—40 Teilungen periodisch zur Parthenogenese (Näheres darüber s. S. 497). Durch Fütterung mit *Chlorogonium* (in Nährsalzlösung), wodurch das Infusor ganz grün wird, ließ es sich durch 356, in jeder Hinsicht kontrollierte Teilungen ohne Parthenogenese fortführen und ging dann durch zufällige Umstände ein (Jollos, uned.). Das periodische Auftreten der Parthenogenese ist somit nur der allmählichen Summierung kleinster innerer Veränderungen zuzuschreiben, die bei der gleichmäßigen Kultur mit Bakterien auftreten, während sie bei Chlorogoniumfütterung unterbleiben. Die auch von uns für notwendig erachteten inneren Bedingungen sind also scharf zu unterscheiden von den allein in dem Organismus liegenden, von Außenbedingungen weitgehend unabhängigen, inneren (erblichen) Bedingungen, die viele, besonders Zoologen, für den Fortpflanzungswechsel annehmen.

Bei wirbellosen Tieren findet sich vielfach, wie unsere Schilderung der Fortpflanzungsvorgänge schon gezeigt hat, ein sekundärer Generationswechsel in Form von Metagenesis oder Heterogonie und die herrschende Meinung der Zoologen geht bis heutigen Tages noch dahin, daß in diesen Fällen aus inneren Entwicklungsgründen heraus nach einer für die einzelnen Arten mehr oder minder festgelegten Zahl von vegetativen oder parthenogenetischen Vermehrungsvorgängen mit Notwendigkeit eine Geschlechtsgeneration immer wieder auftreten müsse. Wenn auch zu gewissen Zeiten eine Beeinflußbarkeit durch Außenfaktoren feststellbar sei, so beruhe doch in erster Linie die natürliche zyklische Fortpflanzung auf inneren, erblich festgelegten Bedingungen. Wie ein aufgezogenes Uhrwerk nur infolge seiner Konstruktion ablaufe, durch von außen einwirkende Kräfte zwar gehemmt oder beschleunigt, der Ablauf aber (sofern die Konstruktion nicht zerstört wird) keine Veränderung erfährt, so soll nach dieser Auffassung auch der Ablauf der verschiedenen Fortpflanzungsweisen rein von innen erfolgen. Aber auch für die Metazoen besteht diese Lehre zum mindesten in dieser allgemeinen Fassung nicht zu Recht, und neuere Untersuchungen haben, wenn auch bisher nur für ganz wenige Fälle, gezeigt, daß auch hier das Auftreten und die Folge der verschiedenen Fortpflanzungsvorgänge von Außenfaktoren abhängig ist, daß sich der Generationswechsel sowohl völlig aufheben, wie auch verschieben läßt.

Von Formen, deren Generationswechsel in einer Metagenesis besteht, sind vor allem in neuerer Zeit unsere Hydroidpolypen unter solchen

Gesichtspunkten untersucht worden. Goetsch sowie Groß, die unabhängig voneinander die Versuche ausgeführt haben, kamen übereinstimmend zu dem Resultat, daß es möglich ist, die Hydroidpolypen jahrelang rein ungeschlechtlich durch Knospung weiter zu züchten, und daß es andererseits jederzeit gelingt, durch schädigende Wirkungen, vor allem durch Hunger, die Tiere zur Produktion von Geschlechtsorganen anzuregen. Auch hier sind es äußere Bedingungen, die irgendwie den Stoffwechsel verändern und dadurch eine Änderung der inneren Bedingungen, sei es im ganzen Organismus, oder in gewissen Zellen, bewirken. Leider ist es noch nicht möglich gewesen, zu prüfen, ob auch das erste sich aus einem Ei entwickelnde Individuum direkt zur geschlechtlichen Fortpflanzung gezwungen werden kann, ohne vorher Knospen gebildet zu haben.

Ähnliche Erfahrungen liegen auch für Turbellarien und Anneliden mit vegetativer Zweiteilung vor. So haben Hartmann *Stenostum leucops* Korschelt und Hämmerling verschiedene Anneliden (*Ctenodrilus, Aeolosoma*) jahrelang rein vegetativ gezüchtet, ohne Auftreten von Geschlechtsorganen und Geschlechtsformen. Und Stolte hat an *Nais*-Arten gezeigt, daß es von den Außenbedingungen abhängt, ob die Naiden sich rein vegetativ durch Teilung vermehren, oder ob Geschlechtsformen gebildet werden. Im einzelnen sind allerdings für den letzten Fall die wirksamen Faktoren nicht genauer analysiert worden.

Am meisten ist bisher der Generationswechsel der Cladoceren und Rotatorien ökologisch und experimentell untersucht worden. Unter den Cladoceren finden sich sogenannte monozyklische Arten, wie *Sida crystallina, Leptotera hyalina* u. a., die in großen Seen leben. Bei diesen entstehen im Frühjahr aus Dauereiern, die aus einer Befruchtung hervorgegangen sind, parthenogenetische Weibchen, die sich den ganzen Sommer über rein parthenogenetisch vermehren, wobei nur Weibchen entstehen (sog. amiktische Weibchen). Im Herbst werden Männcheneier gebildet, aus denen Männchen sich entwickeln und bald darauf entstehen oft in den gleichen Weibchen die befruchtungsfähigen großen Eier, die nach der Kopulation die Dauereier werden. Die Männcheneier und befruchtungsbedürftige Dauereier erzeugenden Weibchen nennt man im Gegensatz zu den amiktischen Weibchen miktische. Andere Arten, die in kleineren Gewässern leben, welche mehrmals im Sommer austrocknen (zu diesen gehört *Moina rostrix* und *pulex, Daphnia pulex, Simnocephalus vetulus* u. a.) sind polyzyklisch, d. h. hier treten mehrmals im Laufe des Jahres bisexuelle Geschlechtsformen in derselben Weise auf. Und schließlich gibt es azyklische Arten, wie *Bosmia longicornis* und *longispina*, bei denen also nur Parthenogenese (amiktische Weibchen vorkommt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Rotatorien.

Auf die zyklische Fortpflanzung der Daphniden und ihre Anpassung an verschiedene Wohnorte in der freien Natur, hat zuerst Weismann durch eingehende Untersuchungen die Aufmerksamkeit gelenkt. Da gleichzeitige Versuche, eine Änderung der Fortpflanzung durch Außenbedingungen hervorzurufen, ohne Resultat blieben, so kam er zu dem Ergebnis, daß innere Ursachen es sein müssen, welche den Zyklus regulieren. Als solche betrachtete er eine erbliche Fixierung des Zyklus, die durch die natürliche Zuchtwahl in Anpassung der verschiedenen Arten an verschiedene Lebensbedingungen (Leben in großen und kleineren Gewässern usw.) sich entwickelt hätten. Der Zyklus sei nur dann

durch äußere Bedingungen beeinflußbar, wenn die Weibchen in einem gewissen inneren Zustande von diesen Bedingungen getroffen würden. Lauterborn stellte für die Rotatorien in der freien Natur ähnliche Verhältnisse fest und schloß sich den Anschauungen von Weismann an.

Die Auffassung, daß die zyklische Fortpflanzung der Cladoceren und Rotatorien im großen und ganzen durch Erbfaktoren bedingt sei und daß Außenfaktoren nur in diesen innerlich bedingten labilen Perioden einen gewissen Einfluß hätten, wird auch heute noch von den meisten Zoologen geteilt, obgleich inzwischen gegensätzliche Befunde und Experimente vorliegen (Langhans, Woltereck und von Scharffenberg für Cladoceren, Whitney für Rotatorien), die für einen sehr weitgehenden Einfluß der Außenbedingungen auf den Ablauf der verschiedenen Fortpflanzungsweisen sprechen. Daß an dem Gedanken, der durch die ersten Beobachtungen wohl begründet erschien, mit solcher Beharrlichkeit festgehalten wird selbst von Forschern, die in ihren Versuchen gegenteilige Resultate erhielten (Woltereck, von Scharffenberg), ist in Anbetracht der großen Komplexheit der hier vorliegenden Phänomene verständlich. Man glaubte nicht annehmen zu dürfen, daß derart komplexe Erscheinungen allein durch einfache Außenbedingungen bedingt seien. Dazu kommt, daß es wohl wenige Gebiete gibt, über die widersprechendere Versuchsresultate mitgeteilt worden sind. Das mag daran liegen, daß fast immer nur einzelne Faktoren, wie Temperatur und Hunger, bei den Experimenten herangezogen wurden, andere wichtigere dagegen unberücksichtigt blieben. So wurde z. B. wenig Gewicht auf die Kenntnis der Vergangenheit der Kulturen gelegt und völlig unberücksichtigt blieb die genauere Beschaffenheit des Milieus, in dem die Tiere leben, nämlich das Wasser. Das allgemein benutzte Teichwasser ist aber nichts weniger als ein konstantes Milieu von gleichartigen oder gleichbleibenden Eigenschaften, und viele Widersprüche mögen sich allein schon aus der verschiedenen Beschaffenheit des Wassers (verschiedene Konzentration, verschiedene chemische Zusammensetzung, verschiedene H-Ionen-Konzentration) erklären. Tatsache ist jedenfalls, daß unter Berücksichtigung der verschiedenen Faktoren und Umstände in neuester Zeit die Abhängigkeit des Generationswechsels der Rotatorien von Außenbedingungen festgestellt wurde.

Die bisherigen experimentellen Ergebnisse über diesen Punkt waren äußerst widerspruchsvoll. Eine Anzahl Forscher, vor allem Whitney und Shull, hat zwar gezeigt, daß es möglich ist, bei ihnen die rein parthenogenetischen (amiktischen) Weibchen zur Bildung von Männcheneiern und von befruchtungsfähigen Dauereiern anzuregen, also die Entstehung von miktischen Weibchen hervorzurufen, wenn sie von der *Polytoma*-Fütterung zur *Chlamydomonas*-Fütterung übergingen. Sie suchten bestimmte chemische Stoffe dafür verantwortlich zu machen. In anderer Hinsicht ergaben jedoch die Experimente derselben Forscher erhebliche Widersprüche; so traten in den Kulturen von Whitney, die in Teichwasser mit *Polytoma uvella* aus Pferdedungaufgüssen als Futter gezüchtet wurden, 22 Monate lang nur parthenogenetische Weibchen auf, während bei der gleichen Kulturmethode in den Kulturen von Shull immer wieder in verhältnismäßig regelmäßigen Zeitabschnitten auch Männchen zur Entwicklung kamen. Trotz dieser widerspruchsvollen Ergebnisse wurde meist aus den bisherigen Rotatorienversuchen

der Schluß gezogen, daß neben der Wirkung von bestimmten Außenfaktoren in erster Linie bestimmte Erbfaktoren den Generationswechsel bedingen und daß durch ihn der rhythmische Ablauf desselben hervorgerufen sei. Neuere Versuche von Luntz, welche vor allem die verschiedenen Faktoren der Kulturflüssigkeit und der Ernährung weit-

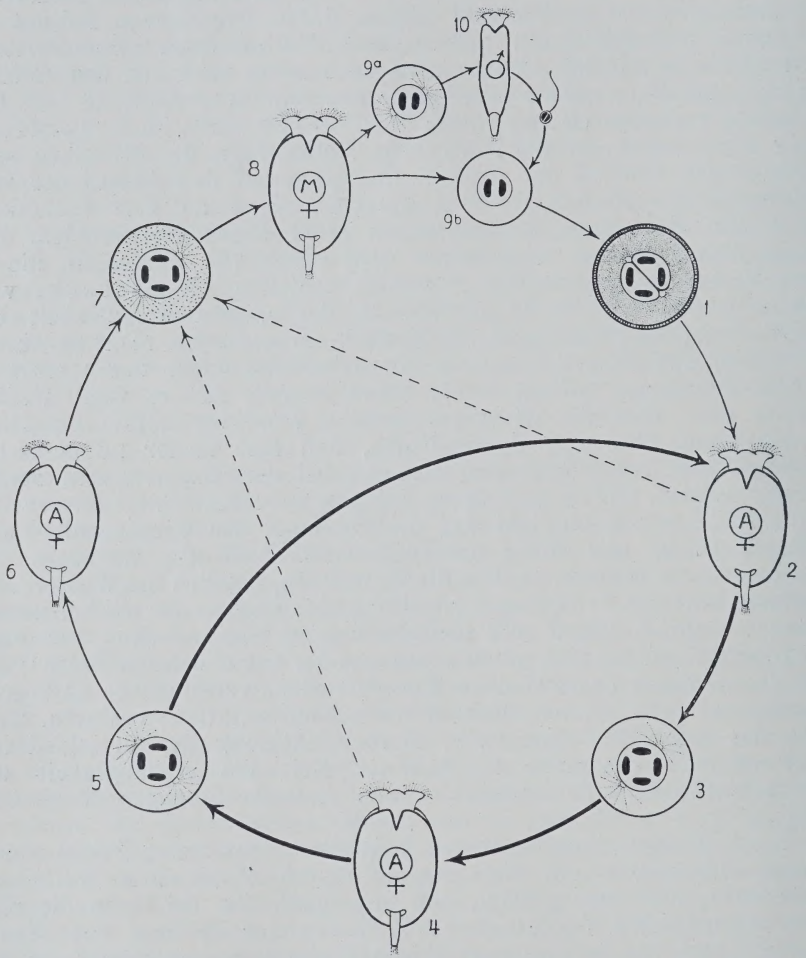


Abb. 329. *Pterodina elliptica.* Die verschiedenen Fortpflanzungsmöglichkeiten und ihre Abhängigkeit von Außenbedingungen. Schematische Darstellung. 1 Dauerei (befruchtet). 2 amiktisches parthenogenetisches Weibchen, das bei gleichbleibenden Bedingungen stets in der gleichen Weise durch diploide Parthenogenese amiktische Weibchen hervorbringt (stark ausgezogener Pfeil 2—5). 6 amiktisches Weibchen unter veränderten Außenbedingungen, dessen diploid-parthenogenetische Eier (7) miktische Weibchen entstehen lassen (diese Eier unterscheiden sich äußerlich nicht von denen der gewöhnlichen amiktischen Weibchen, müssen jedoch irgendwie von ihnen verschieden sein, was in dem Schema durch Punktierung des Protoplasmas angedeutet ist). Die amiktischen Weibchen können in jeder Generation durch die im Text erwähnten Änderungen des Milieus zur Produktion solcher Eier veranlaßt werden, im Schema durch die gestrichelten Pfeile angedeutet. 8 miktisches Weibchen, welches reduzierte Eier legt. Parthenogenetisch entwickeln sich dieselben zu Männchen (9a und 10), während sie nach Befruchtung zu Dauereiern (9b) werden. Orig. nach den Untersuchungen von Luntz.

gehend berücksichtigten, sowie Untersuchungen von Tauson, haben ergeben, daß ganz im Sinne von Klebs auch bei den Rotatorien der Generationswechsel rein von Außenbedingungen abhängig ist. Sie haben ferner eine Erklärung gebracht für den Umstand, daß bei scheinbar gleicher Kultur so verschiedene Resultate auftreten können, wie bei Whitney einerseits und bei Shull andererseits. Wenn man die Rotatorien — als Untersuchungsobjekt diente Luntz *Pterodina elliptica* — unter möglichst konstanten Lebensbedingungen hält, vermehren sie sich ausschließlich auf parthenogenetischem Wege und es entstehen stets nur amiktische Weibchen (Abb. 329). Die Konstanz der Lebensbedingungen wird erreicht, indem man sie in Nährsalzlösung von 0,01 Proz. kultiviert und mit Reinkulturen von grünen Flagellaten oder anderen Protisten füttert, wobei aber nur die gleiche Protistenart verfüttert werden darf. Mit Teichwasser, der Kulturflüssigkeit der früheren Versuche, dessen chemische Zusammensetzung schwankt, läßt sich eine Konstanz nicht mit Sicherheit herstellen. Durch Nahrungswechsel, durch Übergang von *Polytoma-* zu *Chlamydomonas-*Futter und umgekehrt durch Übergang von *Chlamydomonas-* zu *Polytoma-*Futter wird zu jeder Zeit die Bildung von Männchen- und Dauereiern hervorgerufen. Doch macht sich dieser Wechsel noch nicht bei den ihm unmittelbar unterworfenen Weibchen bemerkbar, es kommt noch ein Zeitfaktor hinzu, indem erst die Eier der nächsten Generation die Änderung erfahren. Der Nahrungswechsel ist aber außerdem nur unter ganz bestimmten Bedingungen wirksam, nämlich bei einem bestimmten osmotischen Druck und einem bestimmten Wasserstoffionengehalt der Nährlösung. Nur in Knopscher Nährlösung von 0,01—0,10 und bei einem P_H von 6,8—7,6 wird die nächste Weibchengeneration bei Futterwechsel miktisch. Bei einem anderen P_H und in Lösungen unter $0{,}01^0$ und über $0{,}1^0$ ist der Futterwechsel wirkungslos. Weiterhin gelingt es aber nur durch gewisse Konzentrationsänderungen, und zwar durch eine Übertragung aus einer Lösung von niederer Konzentration (0,01) in eine solche von höherer Konzentration (0,1proz.), miktische Weibchen zu erzeugen. Doch reagieren bei dieser Konzentrationsänderung nur die Nachkommen des 5., letzten Eies — die untersuchte Art legt stets nur 5 Eier. Daher erscheinen regelmäßig nach dieser Einwirkung nur 20 Proz. Geschlechtsformen, während bei der Nahrungsänderung 96—100 Proz. auftreten. Beide Wirkungen, sowohl der Nahrungs- wie der Konzentrationswechsel, sind aber an eine bestimmte H-Ionenkonzentration gebunden; nur bei einer H-Ionenkonzentration von 6,8—7,6 tritt die Wirkung ein, während sonst die rein parthenogenetische Vermehrung ungehindert weitergeht. Die verschiedene Wirkung des Nahrungswechsels und der Konzentrationsänderung zeigt uns deutlich, wie auch hier an dem Zustandekommen der Fortpflanzungsart äußere und innere Bedingungen zusammenwirken.

Bei *Pterodina elliptica* gelingt es aber auch, die aus dem Dauerei auskommende erste parthenogenetische Weibchengeneration sofort wieder zur Bildung von miktischen Weibchen zu veranlassen, wenn man sie gleich nach dem Ausschlüpfen aus einer Nährlösung von 0,01 Proz. in eine solche von 0,1 Proz. überträgt. Dagegen vermag ein Futterwechsel noch nicht die erste amiktische Weibchengeneration zur Erzeugung von miktischen Weibchen zu bringen. Zwar ist auch hier derselbe Faktor wie bei den späteren Generationen wirksam, doch stellt sich seine Wirkung erst bei der dritten parthenogenetischen Weibchengeneration ein. Der

Zeitfaktor, der hier hinzukommt, d. h. die Zeit, die notwendig ist, um die veränderten Stoffwechselumsätze so weit wirksam werden zu lassen, daß sie die Bildung von miktischen Weibchen, d. h. die Bildung von Männcheneiern und befruchtungsfähigen Eiern hervorrufen, ist hier also ein längerer als bei den späteren amiktischen Generationen.

Ältere cytologische Untersuchungen von Lauterborn und von Erlanger, sowie neuere von Whitney, Storch und Tauson lassen nun zum Teil erkennen, welche innere Umstimmung in den Eiern durch die verschiedenen Außenfaktoren erfolgt, welche zum Auftreten der bisexuellen Formen führt. Die amiktischen Weibchen erzeugen nämlich nur Eier, bei denen die Reduktionsteilung nicht durchgeführt ist, die also ihre doppelte Chromosomengarnitur besitzen (diploide Parthenogenese), während die miktischen Weibchen reduzierte Eier mit der halben Chromosomenzahl liefern (haploide Parthenogenese). Wie wir später noch bei dem Problem der Geschlechtsvererbung sehen werden, lassen aber haploide Eier der Rotatorien (dasselbe gilt für die Hymenopteren) nur Männchen entstehen, während die Befruchtung eines reduzierten Eies wiederum Weibchen liefert. Es hängt also in diesem Falle von den Außenbedingungen ab, ob in einem Falle, wenn die Reduktionsteilung unterbleibt, amiktische Weibchen, im anderen Falle, wenn die Reduktion durchgeführt wird, miktische Weibchen auftreten und mit ihnen Bisexualität erscheint. Man darf wohl annehmen, daß es ebenso wie bei den oben berichteten Versuchen von Klebs und seiner Schule quantitative Verschiebungen der Stoffwechselvorgänge sind, welche die (in dem Falle der Rotatorien klargestellte) innere Zustandsänderung in den Eiern hervorrufen.

Die zyklische Fortpflanzung der Cladoceren ist zwar genauer studiert, als es früher die der Rotatorien war, und die Widersprüche der verschiedenen Experimente sind teilweise nicht so kraß wie bei jenen, so daß die Anschauungen der verschiedenen Forscher, die über diese Gebiete gearbeitet haben, im großen und ganzen übereinstimmen. Trotzdem sind die Verhältnisse hier ebenfalls noch unklar und überdies komplizierter. Die Übereinstimmung der Versuchsergebnisse gilt nur für ganz begrenzte Fälle und ihre Ausdeutung scheint uns nicht zwingend. So haben v. Scharffenberg, Papanicolau und Woltereck übereinstimmend festgestellt, daß im Laufe der verschiedenen Generationen eines aus dem Dauerei geschlüpften Weibchens der Grad der Bisexualität nicht nur mit der Zahl der Generationen, sondern auch mit der Zahl der Würfe innerhalb derselben Generation wächst. Beiliegende Tabelle (nach den Untersuchungen von Papanicolau) gibt ein charakteristisches Beispiel für diese Angaben (Abb. 330). Alle Forscher nehmen daher ohne weiteres als gesichert an, daß auch bei den Cladoceren ein vererbter Rhythmus der Bisexualität bestehe. Der Schluß scheint uns aber nicht gerechtfertigt. Die angegebenen Beobachtungen zeigen doch nur, daß unter den von jenen Forschern angewendeten Kulturbedingungen ein rhythmisches Auftreten der Bisexualität hervortritt. In den bisherigen Versuchen ist einer der wichtigsten Außenfaktoren, die Beschaffenheit des Wassers, genau so wie bei den früheren Versuchen mit den Rotatorien, nicht berücksichtigt worden. Aber schon eine Reihe der bisherigen Versuche zeigt deutlich auch für diese Objekte eine weitgehende Abhängigkeit der Fortpflanzungsart von der Außenwelt. So gibt Langhans an, daß er durch stetes Übertragen der amiktischen Weibchen in frisches

Kulturwasser eine beliebig lange parthenogenetische Vermehrungsperiode aufrecht erhalten habe, und Woltereck selbst hat eine nicht pelagische Form, die *Daphnia pulex* aus dem kleinen Astronisee bei Neapel, vier Jahre hindurch in parthenogenetischer Vermehrung erhalten, ohne daß Männchen und Dauereier entstanden. Auch andere Formen, die im

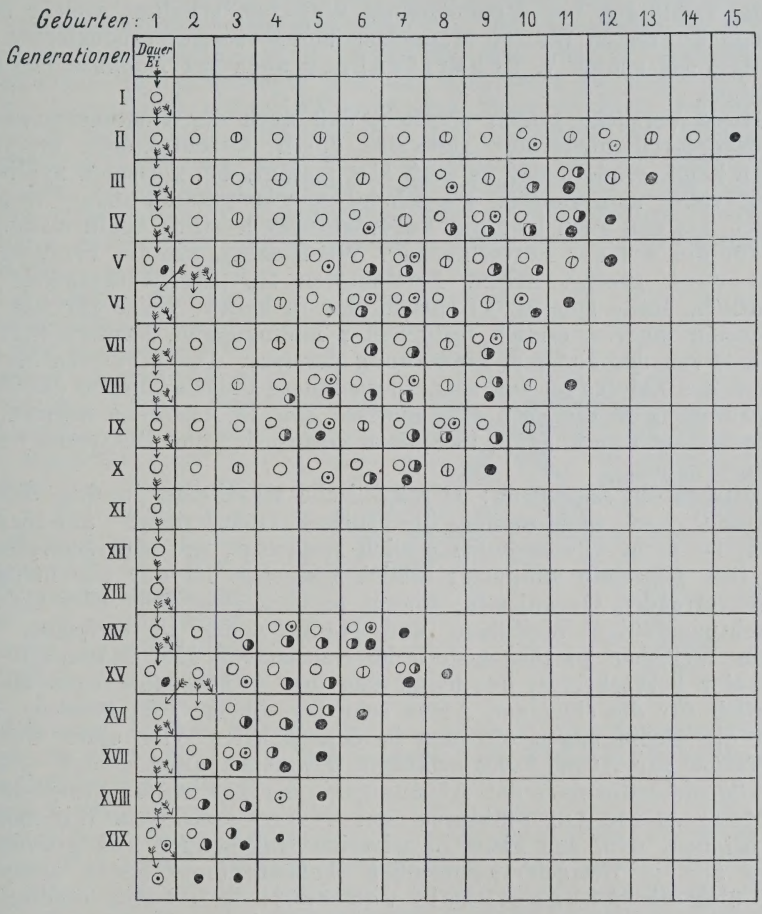


Abb. 330. Genealogie einer Kultur von *Simnocephalus* bei Zimmertemperatur zeigt, daß in früheren Generationen Sexualtiere erst bei späteren Geburten auftreten, in späteren Generationen aber bei immer früheren Geburten. Zeichenerklärung ○ = parthenogenetische ♀♀, ⊙ = ♂♂, ◑ = Ephippial — ♀♀, ⓘ = nicht auf ihre Geschlechtlichkeit geprüfte ♀♀; ● = degenerierte Tiere. Nach Papanikolau aus Schleip.

Freien mono- oder dizyklisch sind, wie die *Daphnia longispina* aus Lunz und die *Hyalodaphnia cucculata* aus Friedrichsberg konnte er mehrere Jahre parthenogenetisch weiterzüchten.

Vor allen Dingen aber hat v. Scharffenberg gezeigt, daß man bei *Daphnia magna* ganz nach Belieben in jeder Generation und Brut durch geeignete Nahrung Männchen- und Dauereibildung erzielen kann, bei einem Weibchen der ersten Generation jedoch gewöhnlich erst nach

Absatz einiger Würfe. Bei Nahrung mit grünen Algen nämlich bleibt *D. magna* rein parthenogenetisch (amiktisch), während bei sog. Muttnahrung (d. s. Algen, die schon einmal den Darm von Cladoceren passiert haben und in braunen Detritus verwandelt sind) Männchen- und Dauereier (miktische Weibchen) auftreten. Auf der anderen Seite hat Woltereck durch fünftägige Einwirkung einer Temperatur von ca. 25° auf die Ephippien von *Hyalodaphnia* Weibchen erhalten, welche sofort schon in den ersten Würfen Männchen- und Dauereier produzierten. Ein Resultat, das später v. Scharffenberg auch bei *Daphnia cucculata* bestätigte.

Diese Versuche zeigen deutlich, daß auch der Generationswechsel der Cladoceren nicht nur zeitweise durch Außenfaktoren beeinflußt werden kann, sondern daß es auch hier gelingt, den normalen zyklischen Ablauf völlig umzuändern. Da scheint mir aber keine andere Deutung möglich, als daß auch hier die Außenfaktoren letztlich allein maßgebend sind für die Art der Fortpflanzung. Wenn dabei, wie die Versuche von Woltereck gezeigt haben, Zeitfaktoren für die Wirksamkeit eine wesentliche Rolle spielen, so spricht das in keiner Weise für das Vorhandensein innerer, erblich festgelegter Bedingungen, sondern sagt nur aus, daß von der äußeren Einwirkung der betr. Außenfaktoren bis zum Eintritt des Erfolgs an den betr. Eiern innere Umstimmungen des Protoplasmas erfolgen, die eben eine gewisse Zeit in Anspruch nehmen, wie wir das ja auch an anderen Beispielen (Infusorien und Rotatorien) schon erfahren haben.

Wir fassen zusammen: Der zyklische Rhythmus, in dem die eingeschlechtlichen und zweigeschlechtlichen Generationen aufeinanderfolgen, ist nicht unumstößlich erblich festgelegt, wie man zoologischerseits fast allgemein annimmt; erblich festgelegt ist nur die Fähigkeit der betreffenden Organismen, sowohl parthenogenetische Eier als auch befruchtungsfähige Weibchen- und Männcheneier zu erzeugen. Und ob ein Weibchen parthenogenetische Subitaneier oder Männchen- und Dauereier hervorbringt, das hängt von den Außenbedingungen ab (die natürlich für die einzelnen Arten sehr verschieden sein können), auch wenn die Bedingungen oft erst in der nächsten oder einer späteren Generation zur Auswirkung gelangen. Damit ist nicht gesagt, daß wir die Allgemeingültigkeit der Abhängigkeit der zyklischen Fortpflanzung der Metazoen von Außenfaktoren ohne weiteres annehmen. Wir möchten nur betonen, daß, ehe nicht in wirklich eingehender und gründlicher Weise alle in Betracht kommenden Außenfaktoren genau analysiert sind, über die Abhängigkeit von erblich fixierten inneren Bedingungen nichts ausgesagt werden darf. Erblich fixiert ist nur, wie Weismann schon richtig erkannt hat, die Fähigkeit der verschiedenen Arten, auf verschiedene Außenbedingungen in verschiedener Weise zu reagieren. Und selbst wenn wir mit den heutigen Mitteln eine Wirkung äußerer Faktoren nicht nachweisen können, so ist damit nicht unbedingt die alleinige Wirkung innerer Faktoren bewiesen. Die Erfahrungen von Klebs auf botanischem Gebiete und die seiner Nachfolger auf zoologischem müssen uns in der Aufstellung einer solchen Behauptung sehr vorsichtig machen. Andererseits soll nicht geleugnet werden, daß die zyklische Fortpflanzung bei manchen Arten tatsächlich durch innere, erblich festgelegte Faktoren bestimmt sein kann. Aber mit derartigen Experimenten, wie sie bisher vorliegen, kann der Nachweis der ausschließlichen Wirkung von erblichen inneren Be-

dingungen noch nicht erbracht werden; das wäre nur möglich durch genaue Erbanalysen mittelst Bastardierungsversuchen.

Aber nicht nur für Formen von zyklischer Fortpflanzung gilt die Abhängigkeit der Fortpflanzung von den Außenbedingungen, die Frage kann auch mit Recht für die höheren Tiere und Pflanzen aufgeworfen werden. Diese pflanzen sich nur geschlechtlich fort, und bei ihnen ist die geschlechtliche Fortpflanzung an eine bestimmte Entwicklung gebunden und scheint somit notwendig aus inneren Entwicklungsbedingungen und unabhängig von der Außenwelt zu sein. Wir sehen in der Regel, daß höhere Pflanzen und Tiere je nach der Art erst in einem bestimmten Entwicklungs- und Altersstadium blühen oder geschlechtsreif werden, und daß der Eintritt der Geschlechtlichkeit scheinbar von Außenbedingungen nicht ausgelöst wird. Aber schon die früher mitgeteilten Beobachtungen, daß auch vielzellige Tiere und Pflanzen unbeschränkt durch vegetative Vermehrung sich fortzupflanzen vermögen, zeigen, daß das Auftreten der Geschlechtlichkeit innerhalb der vielzelligen Organismen ebenfalls nicht unabhängig von der Außenwelt sein kann. Und umgekehrt liegt besonders botanischerseits eine große Anzahl von Beobachtungen vor, die zeigen, daß die „Blühreife" (siehe unten) sowohl schon auf einem früheren Entwicklungsstadium eintreten, als auch weit hinaus geschoben werden kann. In der Tat haben die Versuche von Voechting und Klebs bewiesen, daß auch die Blütenbildung durch Außenfaktoren weitgehend beeinflußbar ist. Am besten ist in dieser Hinsicht *Sempervivum funkii* untersucht (Klebs). Man kann diese Pflanze unbegrenzt in vegetativem Wachstum erhalten, wenn man dauernd für gute Beleuchtung und reichliche Zufuhr von Wasser und Nährsalzen sorgt. Unter diesen Bedingungen unterbleibt die Blütenbildung (Abb. 331). Durch passende Änderung der Außenbedingungen kann man andererseits das normalerweise stets im Frühjahr zur Blüte gelangende *Sempervivum* zu jeder Jahreszeit zum Blühen zwingen. Ausschlaggebend ist dafür neben der Temperatur vor allen Dingen das Licht, und zwar nicht nur die Intensität des Lichtes, sondern auch die Qualität. Klebs stellte die interessante Tatsache fest, daß rotes Licht zur Blütenbildung führt, während blaues und ultraviolettes Licht direkt die schon vorbereiteten inneren Veränderungen dazu, die sog. Blühreife, wiederum rückgängig machen kann (Abb. 332). Von wesentlicher Bedeutung ist für den Eintritt der Blütenbildung noch die Intensität der roten Strahlen sowie die Dauer der Beleuchtung, die

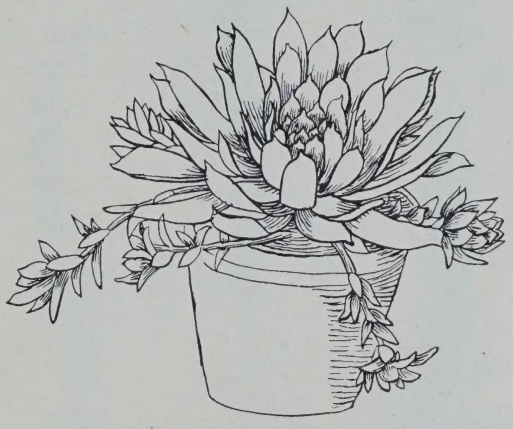


Abb. 331. *Sempervivum* spec. Vegetative Rosette mit Tochterrosette. Nach Klebs aus Benecke-Jost.

eine möglichst lange sein muß. Weiterhin hat sich gezeigt, daß die Dauer der Beleuchtung in verschiedenen Jahreszeiten eine verschiedene sein muß, um die Blütenbildung hervorzuheben, und daß auch die Temperatur eine wesentliche Rolle dabei spielt.

Auch Voechting hat bei *Mimulus tilingii* eine Abhängigkeit der Blütenbildung von der Lichtintensität festgestellt. Bei niederer Lichtintensität kann die Blütenbildung der Pflanzen ganz eingestellt werden. Sind bei Beginn des Versuches die Blütensprossen schon angelegt, dann bleiben sie in der Entwicklung stehen, und die sonst ruhenden Achsenknospen wachsen zu vegetativen Sprossen (Abb. 333). Einen weiteren Beleg für die Abhängigkeit der Blütenbildung von Außenbedingungen, speziell von der Temperatur geben die Versuche von Klebs an der Rübe. Die Zuckerrübe ist eine zweijährige Pflanze, die im ersten Jahre kräftig heranwächst und im zweiten Jahre zur Blütenbildung kommt. Wenn man aber die Rübe während des Winters in einem Warmhaus bei 15—20° hält, so verliert sie die Fähigkeit, im nächsten Sommer zu blühen, und man kann sie auf diese Weise jahrelang rein vegetativ wachsen lassen.

Abb. 332. *Sempervivum funkii.* Drei blühreife Rosetten von gleicher Herkunft und gleichem Alter am 18. März 1909 in je einen Topf auf das weiße, rote und blaue Gewächshaus verteilt. Resultat am 8. Juni 1909: links reichlich blühend im weißen Haus, in der Mitte ärmlich blühend im roten Haus, rechts ohne Blüten rein vegetativ im blauen Haus. Nach Klebs.

Mit diesen Beispielen wollen wir uns begnügen. Im einzelnen sind die Wirkungen der verschiedenen Faktoren bei diesen komplizierten Prozessen durchaus nicht klargestellt, zumal neben den reinen Außenfaktoren auch das Alter und der Entwicklungszustand dieser vielzelligen Organismen natürlich eine wichtige Rolle spielen. Immerhin hat Klebs es wahrscheinlich machen können, daß es sich auch bei der Auslösung der Blütenbildung nicht um besondere, spezifisch wirkende Reize handeln kann, sondern daß das Blühen unter den gleichen äußeren Faktoren eintritt wie das Wachsen, und daß nur quantitative Veränderungen der normalen äußeren

Lebensbedingungen den Ausschlag geben, ob die betreffende Pflanze wächst oder blüht. Nach den bisher bekannten Erfahrungen von Klebs scheint in erster Linie eine Speicherung der C-Assimilate und eine absolute oder relative Verminderung gewisser Nährsalze, besonders der N-haltigen, die Blütenbildung herbeizuführen.

Immerhin zeigen die Versuche an Blütenpflanzen noch in weit höherem Maße, wie die an Algen, Protisten und Rotatorien den Einfluß von inneren Entwicklungszuständen und dementsprechend des Vorlebens der Versuchsobjekte. Die inneren Bedingungen dürfen aber auch hier

Abb. 333. *Mimulus Tilingii*. *I* Spitze einer normalen Pflanze. *II* Spitze einer Pflanze, die nach Anlage des Blütenstandes in verminderter Beleuchtung kultiviert wurde. Die Blütenstände (*a*, *a*) sind verkümmert, überall sind reichlich vegetative Sprossungen entstanden. Nach Voechting aus Benecke-Jost.

nicht als unbeeinflußbar durch die Außenwelt angesehen und ihre Aufeinanderfolge nicht ohne weiteres als erblich fixiert angesprochen werden. Erblich festgelegt ist auch hier nur die Reaktionsfähigkeit, die Fähigkeit, unter gewissen inneren Bedingungen zu wachsen, unter anderen zu blühen. Die betreffenden inneren Bedingungen können je nach dem Zustande der Pflanze direkt durch bestimmte Außenbedingungen erreicht werden, oder die Wirkung bestimmter Außenbedingungen macht sich erst in einem späteren Entwicklungszustand bemerkbar.

Ähnlich wie bei den Blütenpflanzen dürften die Verhältnisse auch bei den niederen Metazoen, wie Cölenteraten, manchen Turbellarien und Anneliden liegen. Die oben berichteten Versuche über den Generationswechsel derselben legen jedenfalls den Gedanken nahe, daß es auch bei diesen in gewissem Grade gelingen möge, die geschlechtliche Fortpflanzung in verschiedenen Wachstums- und Entwicklungsstadien zur Auslösung zu bringen. Genauere Versuche nach dieser Richtung liegen allerdings nicht vor.

Für Wirbeltiere, Insekten und ähnliche Tiere scheint dagegen die starke korrelative Verknüpfung der Wachstums- und Entwicklungsvorgänge eine einigermaßen weitgehende Beeinflussung des Auftretens der Geschlechtsorgane und der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht mehr zuzulassen. Die inneren Bedingungen für den Eintritt der Geschlechtsreife scheinen hier streng an bestimmte innere Entwicklungszustände geknüpft. Allerdings sind die Zusammenhänge zwischen Entwicklung (Alter- und Wachstum) und Geschlechtsreife bisher noch nie eingehend experimentell geprüft worden, und die Möglichkeit überraschender Resultate hinsichtlich ihrer Beeinflußbarkeit durch Außenfaktoren kann nicht ohne weiteres als ausgeschlossen gelten. Sehr wahrscheinlich scheint eine solche hier aber nicht.

c) Altern, Tod und Fortpflanzung.

Die Versuche von Klebs und seinen Schülern an Algen und Pilzen sowie die neueren Versuche an Protozoen und wirbellosen Tieren, die den Hauptinhalt des vorstehenden Kapitels ausmachen, haben gezeigt, daß nicht nur die agame cytogene Fortpflanzung von Protisten und Thallophyten, sondern auch die vegetative Vermehrung vielzelliger Tiere und Pflanzen weitgehend von Außenbedingungen abhängt und daß die betreffenden Organismen ohne irgendwelche Schädigungen zu erleiden, also ohne physiologische Degenerationen sich jahrelang vegetativ vermehren können. Damit stehen diese Fragen der Physiologie der Fortpflanzung in engem Zusammenhang mit einem anderen allgemein biologischen Problem, nämlich dem des physiologischen Alterns und Todes der biologischen Systeme. Weismann hat dieses Problem zuerst angeschnitten, indem er die zunächst verblüffend erscheinende Meinung begründete, daß die einzelligen Organismen, die Protisten, potentiell unsterblich seien. Sie pflanzen sich bekanntlich vielfach nur durch einfache Zweiteilung fort, und nach Weismann kann es dabei keinen natürlichen Tod, keinen Alterstod geben, da bei jeder Fortpflanzung die gesamte Leibessubstanz des Eltertieres in die beiden Tochtertiere übergeht und keine Leiche übrig bleibt. Somit vermöchten dieselben Körper potentiell in Ewigkeit weiterzuleben. Weismann hat aus seiner Anschauung heraus weiterhin den Schluß gezogen, daß das Altern nicht unbedingt mit dem Lebensprozeß verbunden und der Tod erst bei den vielzelligen Organismen mit der Differenzierung der Körper- und Keimzellen in Soma und Keimplasma aufgetreten sei. Damit sprach er zugleich der Befruchtung jede Bedeutung als verjüngenden Prozeß ab, eine Anschauung, die vorher Otto Bütschli ausgesprochen hatte. Durch Dauerzuchten mit Ausschalten der Befruchtung, wie dies Bütschli zuerst nur zur Prüfung der sog. Verjüngungshypothese der Befruchtung ausgeführt hatte, suchte man seit dieser Zeit das Problem des physiologischen Todes bei den Urtieren experimentell zu einer Lösung zu führen.

Die Verquickung der Unsterblichkeitslehre mit dem Befruchtungsproblem gereichte jedoch einer sauberen Problemstellung sehr zum Nachteil, da die Begriffe Altern, Tod und Verjüngung in sehr verschiedenem Sinne gebraucht werden. Während diese Begriffe ursprünglich für die Verhältnisse der höheren Tiere geprägt worden sind und hier eng mit dem Begriff der Individualität verknüpft sind, wurden sie später unbedenklich auf Generationsreihen, also ganze Folgen von Individuen von einer Geschlechtsgeneration zur anderen, übertragen. Es wurde

also nicht die Frage des individuellen Alterns, sondern die des Alterns von sich ungeschlechtlich vermehrenden Generationen untersucht, mit anderen Worten, die Frage, ob bei dauernder Ausschaltung der geschlechtlichen Fortpflanzung Alterserscheinungen an den agamen Generationen (sog. physiologische Degenerationen und Depressionen) auftreten, und ob die Befruchtung eine Verjüngung bedeute. Wir bringen daher diese Versuche erst später im Zusammenhang mit der Besprechung der Befruchtungshypothesen zur Darstellung und erwähnen jetzt nur, daß durch sie rein sachlich der Standpunkt Weismanns bewiesen wurde, wenn man mit ihm annimmt, daß Assimilation, Wachstum und Teilung bei Protozoen ungehindert weitergehen können.

Aber die Möglichkeit des Fehlens von Alterserscheinungen bei Generationen als Unsterblichkeit zu bezeichnen, scheint eine wissenschaftlich unzulässige, weil zweideutige Begriffsbildung. Ist diese Möglichkeit doch einfach der Ausdruck der Kontinuität des an individualisierte Systeme gebundenen Lebens und beweist nur, daß die Befruchtung für das Leben keine Notwendigkeit ist, ihre Bedeutung daher nicht in einer Verjüngung besteht. — Einen Tod kann es nach dem Sinne, der diesem Begriff innewohnt, nur bei Individuen geben. Nur hier hat die Frage nach Tod oder Unsterblichkeit eine Berechtigung.

Daß die vielzelligen Tiere als Individuen altern und sterben, ist eine wohl unbestrittene Tatsache. Nur die Keimzellen leben weiter und erhalten die Kontinuität der Art. Der Körper oder das Soma geht früher oder später zugrunde, er stirbt, wird zur Leiche. Weismann hat das Auftreten einer Leiche, bei höheren Tieren die auffallendste Erscheinung des Todes, als das Merkmal eines natürlichen physiologischen Todes angesprochen, und das Vorkommen einer Leiche und so den physiologischen Tod für die einfachen, keine somatischen Kerne aufweisenden Protozoen (Infusorien) in Abrede gestellt. Die neuere Protistenforschung hat jedoch auch hier im Zusammenhang mit Fortpflanzungsvorgängen Leichenteile, ja direkt Leichen, die den Formwert von Zellen besitzen, kennen gelernt. Am auffälligsten ist dies bei der Fortpflanzung von großen vielkernigen Formen mit multipler Fortpflanzung. So kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß gewisse Radiolarien, die nur im sogenannten erwachsenen Zustand wohl charakterisierte Individuen der Art darstellen, bei ihrer Fortpflanzung sterben. Denn die ganze wunderbare Organisation dieser großen Urtiere wird bei der Fortpflanzung zerstört, wobei große Körperteile mit einer größeren oder geringeren Anzahl von Kernen zur Leiche werden. Die Radiolarien müssen zwangsläufig bei ihrer Fortpflanzung eines natürlichen Todes sterben, wenn auch bei dem Zerfall in Tausende von einkernigen Fortpflanzungszellen selbstverständlich die Fortdauer ihrer besonderen Konstitution, wenn man so will, die „potentielle Unsterblichkeit des Keimplasmas“ gewahrt bleibt. Was hier für die Radiolarien näher ausgeführt wurde, gilt aber für alle Protisten mit multipler Fortpflanzung. Wechselnd ist bei ihnen nur der Umfang und das Vorkommen oder Fehlen einer Leiche. Es finden sich alle Stufen von dem Vorhandensein einer echten, direkt den Formwert von Zellen besitzenden Leiche (manche Gregarinen, Sporogonie der Malariaparasiten), über kernlose sog. Restkörper hinweg bis zur einfachen Einschmelzung von Zellorganen. Gemeinsam ist ihnen allen aber der scharfe Abschluß einer individuellen Entwicklung, der mit der Fortpflanzung zu-

sammenfällt, und der darauf einsetzende Beginn einer neuen Entwicklung. Die typische Organisation der Individuen wird aufgegeben und eine neue typische Individualentwicklung beginnt. Das ist aber nichts anderes als ein Individualtod. Aber auch jedes Infusor und Flagellat endet bei der einfachen Zweiteilung, und wenn auch oft dabei keine Zellorgane zur Leiche werden (in vielen Fällen trifft das aber zu), so finden dabei doch immer Umordnungsvorgänge statt und es werden doch stets neue Zellorgane gebildet. Das Soma wird hier nicht zur Leiche, sondern von den Tochterindividuen übernommen.

Eine größere Unsicherheit besteht natürlich bei den einfachsten, sich durch Zweiteilung vermehrenden Protisten ohne besondere Zellorgane, wie Amöben und bei Bakterien. Hier erscheint es in der Tat als Geschmackssache oder als willkürliche Umprägung des Todbegriffes, den Vermehrungsvorgang durch Zweiteilung mit dem Tod zu identifizieren. Man könnte ja mit demselben Recht den hier vorliegenden Tatbestand etwa so ausdrücken, daß der Tod sich allmählich durch Summierung somatischer, zur Leiche werdender Zellelemente auf den Punkt der Fortpflanzung im Laufe der Protozoenphylogenie entwickelt habe. Die gleiche Schwierigkeit liegt jedoch auch bei den sich ungeschlechtlich vermehrenden (durch Teilung oder Knospung, nicht durch Keimzellbildung) vielzelligen Tieren, wie Strudelwürmer und Hydroidpolypen, vor, für die neuerdings ebenfalls gezeigt werden konnte, daß sie aller Wahrscheinlichkeit nach unter Ausschaltung der geschlechtlichen Fortpflanzung ins Unendliche durch Zweiteilung sich vermehren können. Diesen Organismen spricht man aber Altern und Tod nicht ab.

Aber abgesehen davon, wird durch die obige Formulierung das tiefe physiologische Problem, das hier vorliegt, zu leicht verwischt und übersehen. Denn nicht der formale Nachweis eines physiologischen Todes ist das wesentliche, sondern die Frage nach einem individuellen Altern und nach den Folgen der Fortpflanzung; d. h.: „Sind mit der Assimilation und dem Wachstum auch bei Protisten, die sich nur durch Zweiteilung vermehren, fortschreitende Entwicklungsvorgänge, also ein Altern verbunden, und bedeutet die Fortpflanzung (Zellteilung) bereits eine Verjüngung dieser Systeme?“ Daran hätten sich noch zwei weitere Fragen anzuschließen: 1) Ist es möglich, die verjüngende Wirkung der Fortpflanzung durch eine andere Regulation zu ersetzen? und 2) Tritt auch bei Ausschaltung des Wachstums schon ein Altern (und Fortpflanzung) ein, d. h. ist der Assimilationsvorgang als solcher schon mit fortschreitenden Veränderungen (Altern) verbunden, die eine Fortpflanzung notwendig machen? Damit ist aber eine physiologische Fragestellung erreicht, die nun experimentell geprüft werden kann. Denn von einer Unsterblichkeit kann streng genommen nur dann die Rede sein, wenn an einem biologischen System Assimilation und Wachstum dauernd erhalten werden können, ohne Reduktion des Systems durch Teilung oder sonstige Regulierung.

Es ist nun zwar möglich, wie Versuche von Rubner an Hefezellen und von Hartmann an Volvocineen (spez. *Gonium*) gezeigt haben, die Fortpflanzung zu unterdrücken und die Zellen dauernd in Assimilation und Wachstum zu erhalten, wodurch bei *Gonium* Riesenzellen entstehen (s. S. 371). Die betreffenden Kulturen von Riesenformen sterben aber immer nach längerer oder kürzerer Zeit völlig aus, wenn ihnen

nicht rechtzeitig die Möglichkeit der Fortpflanzung gegeben wird. Da aber nicht festzustellen ist, ob das Aussterben durch das gesteigerte Wachstum oder durch die Unterdrückung der Fortpflanzung herbeigeführt wird, so können derartige Versuche die Frage nicht zur Entscheidung bringen.

Man müßte daher eine Regulation ausfindig machen, durch welche die angenommene verjüngende Wirkung der Fortpflanzung ersetzt wird, so daß die Individuen (Zellen) dauernd am Leben, dauernd in Assimilation und Wachstum erhalten werden können. Eine solche Möglichkeit ergab sich durch fortgesetzte Amputation mit nachträglicher Regeneration (Hartmann).

Man hat angenommen — und Versuche von Popoff und Woodruff an Infusorien sprechen sehr dafür —, daß die Anhäufung von den Exkretstoffen der Tiere selbst Depressionen, also Alterserscheinungen hervorrufen. Bei gesteigertem Wachstum müßten sich daher mehr Exkretstoffe (Schlacken) in dem Organismus ansammeln, da die Oberfläche im Verhältnis zur Masse immer mehr verringert würde und die vermehrten Exkretstoffe aus dem Organismus selbst nicht genügend entfernt werden könnten. Wenn diese Auffassung richtig ist, dann mußte sich durch eine künstliche Verkleinerung des biologischen Systems vor Eintritt der natürlichen Teilung eine verjüngende Wirkung erzielen und die Fortpflanzung bei dauerndem Wachstum ausschalten lassen.

Derartige Versuche wurden mit dem erwarteten Resultat an Strudelwürmern (*Stenostomum*), Infusorien (*Stentor coeruleus*) und verschiedenen Amöbenarten durchgeführt. Die an Amöben ausgeführten Versuche sind insofern für unser Problem wichtiger, als es sich hier um einkernige, also einwertige Zellen handelt, die Frage daher eindeutig zu beantworten ist, während bei dem vielzelligen *Stenostomum* und dem vielkernigen Infusor *Stentor* regulierende Zell- und Kernteilungen nicht ausgeschlossen werden können.

Von *Amoeba proteus*, der günstigsten Form für diese Versuche, wurden einzelne Individuen vom 14. Oktober bis 21. Februar, also während eines Zeitraumes von 130 Tagen, durch 130 periodische Amputationen von Teilen des Zelleibes in ungestörter dauernder Assimilation und Wachstum am Leben erhalten ohne Kern- und Zellteilung. Da unter denselben Kulturbedingungen diese Individuallinie von *Amoeba proteus* sich jeden zweiten Tag teilt, so haben unsere dauernd amputierten Amöbenindividuen am Ende der Versuchsdauer ein Alter erreicht, das 65mal so lang war als das ihrer Schwesterzellen.

Man darf wohl annehmen, daß diese Amöben bei längerer Durchführung der Versuche auch länger, potentiell ad infinitum, ohne Teilung am Leben hätten erhalten werden können. Durch derartige experimentelle periodische Verkleinerung des Systems kann also auch bei einkernigen, einwertigen Protozoen jegliche Fortpflanzung ausgeschaltet, die sonst nur durch die Fortpflanzung bewirkte dauernde Erhaltung des Lebens erzielt werden. Im Gegensatz zu Weismanns potentieller Unsterblichkeit der Protozoen-Generationen ist somit hierdurch experimentell eine potentielle Unsterblichkeit von Protozoenindividuen aufgezeigt. Zugleich scheint durch diese Versuche bewiesen zu sein, daß mit der Assimilation und dem Wachstum fortschreitende Entwicklungsprozesse, Altersvorgänge verbunden sind, die normalerweise durch die Fortpflanzung aufgehoben werden. Durch die Fortpflanzung (Zellteilung) geschieht natürlicherweise das gleiche wie

in den Versuchen: die mit dem Wachstum verbundene, auf die Dauer schädigende Übergröße der Zelle wird reduziert, so daß Assimilation und Wachstum ungehindert weiter gehen können. Andererseits zeigen die Amputationsversuche, daß die Fortpflanzung ohne Störung ausgeschaltet werden kann und daher in den oben erwähnten Goniumversuchen offenbar das Riesenwachstum und nicht die Unterdrückung der Fortpflanzung für das Absterben verantwortlich zu machen ist. Die Fortpflanzung kann daher mit Recht als Verjüngungsvorgang bezeichnet werden. Die fortgesetzten Amputationen bilden in den Versuchen den Ersatz für die verjüngende Wirkung der Fortpflanzung.

Dasselbe Ziel, eine weitgehende Verlängerung des individuellen Lebens eines einzelligen oder vielzelligen Organismus, ja eine prinzipielle individuelle Unsterblichkeit, müßte sich nun auch erreichen lassen, wenn es gelänge, durch entsprechende Ernährung das Verhältnis von Assimilation und Dissimilation in einem völligen dynamischen Gleichgewicht zu halten, also auch das Wachstum auszuschalten. Stern hat dies an *Eudorina elegans* versucht und in der Tat durch täglich zweistündige Beleuchtung (statt 12stündiger) das Intervall zwischen zwei Teilungen auf 25, resp. 28 Tage verlängern können. Gegenüber der normalen Teilungsrate von 5 Tagen sind die Organismen also über 5mal so alt geworden. Noch größere Erfolge erzielte Goetsch an Hydroidpolypen, indem er durch genaue Dosierung der Fütterung einerseits jegliche Fortpflanzung (Knospung) unterdrückte, andererseits auch Degenerationen und Depressionen infolge von Hunger zu vermeiden suchte. Bei *Chlorohydra viridissima* hat er auf diese Weise 4 Monate lang die Knospung unterdrückt, desgleichen bei *Hydra attenuta*.

Derartige Verlängerung des individuellen Lebens, eine individuelle potentielle Unsterblichkeit ist natürlich nur im Experiment möglich und kommt in der Natur nicht vor. Bei günstigen Lebensbedingungen wachsen eben die Organismen, entwickeln sich und pflanzen sich fort, bei ungünstigen hungern sie, degenerieren und sterben ab. Ein Gleichgewicht wird schon aus Wahrscheinlichkeitsgründen in der Natur kaum verwirklicht sein und wenn es ja einmal eintritt, so wird es bei dem ständigen Wechsel der Außenbedingungen nicht von langer Dauer sein.

Immerhin zeigen die Versuche, daß nicht der Assimilationsprozeß, das Leben als solches mit einem Altern der Systeme notwendigerweise weise verbunden ist. Insofern hat Weismann Recht. Aber das für das Gedeihen der Organismen normalerweise notwendige Überwiegen der Assimilation über die Dissimilation und das dadurch bedingte Wachstum der Zellen führt eben zu fortschreitenden „Entwicklungs"-Vorgängen, zum Altern.

Ob wir die mit der Fortpflanzung zum Abschluß kommende individuelle Entwicklung eines Protozoenindividuums „Tod" nennen, ist völlig gleichgültig. (In der Praxis werden wir es natürlich meist nicht tun.) Wir können sogar ruhig den Begriff des Todes im Sinn der Weismannschen Definition auf Vorgänge beschränken, bei denen eine Leiche auftritt. Aber nicht beschränken dürfen wir darauf die Anwendung des Begriffs des Alterns, da wir dadurch zugleich eine Grenze zwischen biologischen Vorgängen aufrichten, zwischen denen keine Grenze vorhanden ist, und den Blick vom Wesentlichen auf das Unwesentliche lenken.

B. Befruchtung und Sexualität.

1. Erscheinungen der Befruchtung.
   a) Eibefruchtung der Metazoen.
   b) Befruchtungsvorgänge der Protisten und Pflanzen.
      1. Kopulation.
         α) Hologamie.
         β) Merogamie und Oogamie.
         γ) Oogamie der Pflanzen.
      2. Gametangienkopulation.
      3. Konjugation.
      4. Automixis.
         α) Pädogamie.
         β) Autogamie.
         γ) Parthenogamie.
         δ) Pseudogamie.
   c) Unvollständige Befruchtung (Merospermie und Merogonie).
2. Allgemeine Wesenszüge der Befruchtungsvorgänge.
   a) Reduktion.
   b) Geschlechtschromosomen.
   c) Gameten und Sexualität.
3. Physiologie und Theorien der Befruchtung.
   a) Amphimixis.
   b) Verjüngungshypothese.
   c) Sexualitätshypothese.

1. Erscheinungen der Befruchtung.

Bei vielzelligen Tieren und Pflanzen vollziehen sich die Befruchtungsvorgänge in geradezu schematischer Gleichheit in Form der Eibefruchtung mit vorausgehender Reduktion und nachfolgender Entwicklungserregung (Embryonalentwicklung). Es ist daher nicht zu verwundern, daß gerade die hier verwirklichte Form vielfach allein als wesentlich zur Beurteilung der Befruchtung überhaupt angesehen wurde. Demgegenüber finden wir bei Protisten, Algen und Pilzen eine überraschende Mannigfaltigkeit in der Ausprägung dieser Lebensvorgänge. Ja dieselben weichen vielfach so weit von dem typischen Bilde ab, daß viele von ihnen erst in neuester Zeit als Befruchtungsvorgänge erkannt wurden. Die große Mannigfaltigkeit hat zunächst die Forschung lange Zeit erschwert, hat aber schließlich doch den großen Vorteil gehabt, daß sie gestattete, die wirklich wesentlichen Züge von den unwesentlichen zu unterscheiden, auch wenn letztere das Bild vielfach völlig beherrschen. Zur richtigen Erkennung der Wesenszüge der Befruchtung ist daher die Kenntnis der verschiedensten Typen der Befruchtung unerläßlich. Neben dem schon lange bekannten verschiedenen Grade der geschlechtlichen Differenzierung der verschmelzenden Geschlechtszellen (Gameten), der alles in sich einschließt von der scheinbar gleichartigen Ausbildung der Gameten bis zur extremsten Differenzierung in Ei und Spermien, ist es zunächst noch der verschiedene Ort, an dem die Reduktionsteilung in die übrigen Fortpflanzungsvorgänge eingeschaltet ist, weiter die vielfach völlig fehlende Verbindung der Befruchtung mit Fortpflanzung und Entwicklungserregung, sowie vor allem die verschiedenen Formen der autogamen oder Selbstbefruchtungsvorgänge, die sich als wichtig für die Beurteilung der Befruchtungsvorgänge erweisen, weil sie uns gestatten, das allen Befruchtungsvorgängen Gemeinsame zu erkennen. Wenn auch

dadurch die Befruchtungsvorgänge der Protisten gewissermaßen den natürlichen Ausgangspunkt für eine Darstellung und den Angelpunkt für das richtige Verständnis der Befruchtungsvorgänge bilden, so wollen wir doch unsere Schilderung mit der Eibefruchtung der Tiere beginnen, um zunächst einmal von dem Bekannteren auszugehen.

a) Eibefruchtung der Metazoen.

Die typische Eibefruchtung der Metazoen wollen wir zunächst an zwei Beispielen kennen lernen: der Befruchtung des Seestern- resp. Seeigeleies und der des Ascariseies. Es sind zwei Objekte, die für die Aufklärung dieser Phänomene von großer historischer Bedeutung waren. Bei den Echinodermen (Seeigel) hatte O. Hertwig 1876 die cytologischen Vorgänge der Eireifung und Befruchtung zum erstenmal im Zusammenhang beobachtet, nachdem vor ihm schon O. Bütschli einen großen Teil derselben bei den Nematodeneiern entdeckt hatte. Bei *Ascaris* wurden später durch van Beneden und Boveri die feineren cytologischen Einzelheiten, speziell das Verhalten der Chromosomen und Centrosomen, geklärt.

Das Seesternei wird im unreifen, unreduzierten Zustand in das Seewasser entleert (Abb. 334 A), und erst der Reiz des neuen Mediums veranlaßt das Ei zur Reifung, d. h. zu zwei rasch aufeinanderfolgenden Kernteilungen, die die Reduktion bewirken. Der große Kern, das sog. Keimbläschen, steigt gegen die Eioberfläche auf, und die Kernmembran beginnt sich an der der Eioberfläche zugekehrten Seite aufzulösen. Hier entsteht nun eine Kernspindel, in welche die Chromosomen des Keimbläschens übertreten, während der größte Teil des großen Kerns aufgelöst und resorbiert wird (Abb. 334 B a). Die Chromosomen treten bei dieser ersten Reifungs- oder Reduktionsteilung in Form von sog. Tetraden in reduzierter haploider Zahl auf. Die genaueren Vorgänge der Reduktionsteilung, bezüglich der noch vielfache Widersprüche und Streitpunkte in der Literatur herrschen, sollen später in einem besonderen Kapitel eingehend geschildert werden. An dieser Stelle kommt es uns nur darauf an, auf den grundsätzlich verschiedenen Modus der Reduktionsteilung gegenüber den gewöhnlichen Mitosen hinzuweisen, der darin besteht, daß durch sie die Normalzahl der Chromosomen, die als diploide bezeichnet wird, auf die Hälfte herabgesetzt, haploid wird. Es geschieht in der Weise, daß bei einer der Kernteilungen ganze Chromosomen auf die beiden Tochterkerne verteilt werden (ob dies durch die erste oder zweite Kernteilung geschieht, wollen wir hier zunächst noch unberücksichtigt lassen), während die andere eine normale, sog. Äquationsteilung darstellt. Das ist das eigentlich Wichtige und Wesentliche bei dem Vorgang der Ei- und Samenreifung. Viel unwesentlicher, wenn auch für die Eireifung besonders charakteristisch, ist der Umstand, daß durch die beiden Teilungen nicht vier gleichwertige Zellen entstehen, sondern nur ein einziges funktionsfähiges großes Ei und zwei oder drei kleine abortive Zellen, die sog. Richtungskörperchen oder Polzellen (Abb. 334 g, h). Das wird dadurch erreicht, daß die

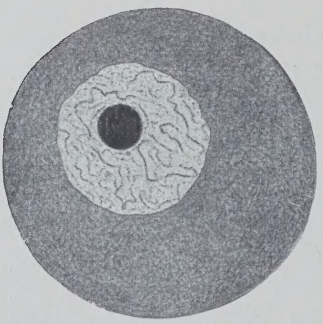


Abb. 334 A. Unreifes Seesternei (*Asterias glacialis*). Aus Korschelt.

erste Reifungsspindel ihre Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Eies einstellt (Abb. 334 c), und im weiteren Verlauf der Teilung an dem

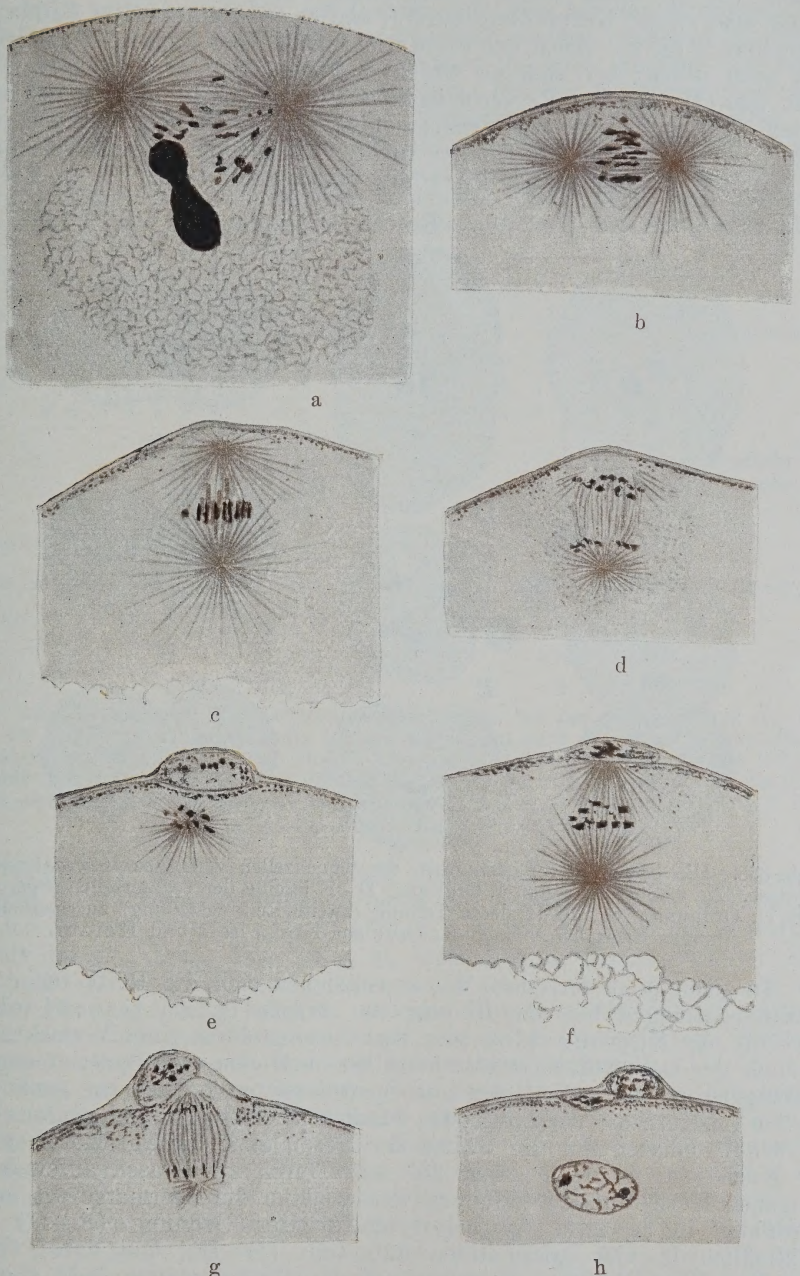


Abb. 334 B. Reifeteilungen des Seesterneies (*Asterias glacialis*). a Auflösung des Keimbläschens und Bildung der ersten Reifungsspindel; b—d 1. Reifeteilung; e Abschnürung des 1. Polkörperchens; f, g 2. Reifeteilung; h reifes Ei, unten Eikern, darüber 1. und 2. Polkörper. Nur Teile des Eies mit den Kernen sind wiedergegeben. Nach Buchner.

zur Oberfläche gerichteten Pol eine kleine Plasmavorstülpung vorgewölbt wird, so daß es nur zur Abschnürung einer kleinen Polzelle kommt (d, e). Nach deren Abschnürung setzt sofort in der gleichen Weise eine zweite Kernteilung ein (f), und es wird ein zweiter Polkörper abgeschnürt (g, h). Auch der erste Richtungskörper kann sich gelegentlich noch teilen; bei anderen Objekten kommt das regelmäßig vor (s. Abb. 341 O). Die im Ei verbleibenden Chromosomen, die nun in haploider Zahl vorhanden sind, rekonstruieren einen kleinen Vorkern, der wieder etwas mehr in die Eimitte rückt, während das Eicentrosom nach der zweiten Teilung allmählich völlig verschwindet (h).

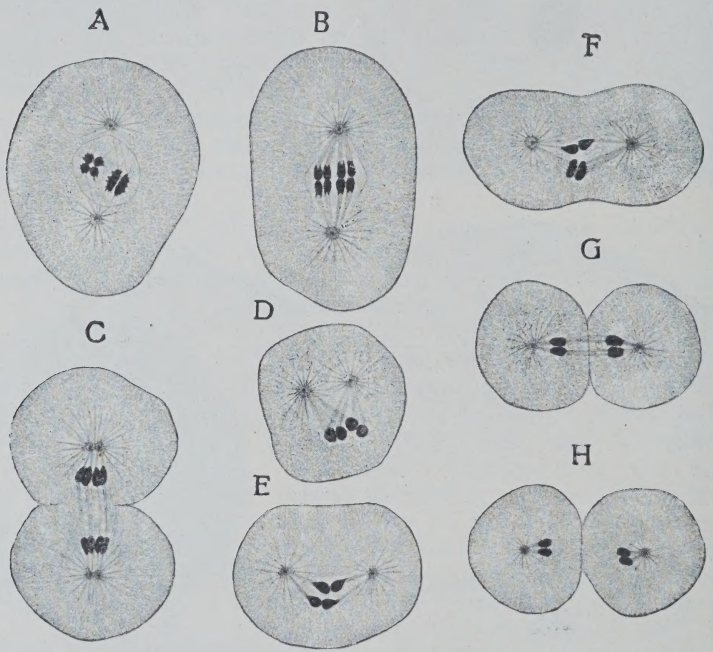


Abb. 335. Die beiden Reifungsteilungen der Samenzellen von *Ascaris megalocephala bivalens*. A—C Spermatocyten I. Ordnung, D - F je eine der Tochterzellen (Spermatocyte II. Ordnung), G und H deren Teilung (zweite Reifungsteilung) zu Spermatiden (jungen Spermien). Nach Brauer aus Korschelt und Heider.

In prinzipiell derselben Weise vollziehen sich die Reife- oder Reduktionsteilungen bei der Bildung der männlichen Geschlechtszellen, der Samenzellen oder Spermien. Nach einer Vermehrungsperiode der männlichen Geschlechtszellen im Hoden (den Spermatogonienteilungen) spielen sich in den nun Spermatocyten 1. Ordnung genannten Zellen im Kern die vorbereitenden Stadien der Reduktion ab, und es tritt in den Prophasen nur die Hälfte der Normalzahl der Chromosomen auf in Form von Tetraden (Abb. 335 A). Durch zwei rasch aufeinanderfolgende Kern- und Zellteilungen werden dann die Spermatocyten erster Ordnung in je zwei Spermatocyten zweiter Ordnung (B—D) und schließlich in vier Spermatiden aufgeteilt (E—H), und dabei findet die Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte statt. Jede der haploiden Spermatiden wandelt sich hierauf in ein Spermium um. Da wir die Umwandlung der Spermatiden schon früher an anderer Stelle

beschrieben haben, sei auf die dort gegebene Darstellung verwiesen (S. 147).

Zwischen der Ei- und Samenreifung besteht nur ein Unterschied, der darin besteht, daß bei der Letzten alle vier bei der Reduktion gebildeten Zellen zu funktionsfähigen Spermien werden, während im ersten Falle nur eine Zelle zum funktionsfähigen Ei wird, und die drei resp. zwei übrigen „abortive" Zellen darstellen. Bei der Eibildung liegt mithin eine teilweise Rückbildung der Gametenbildung vor, wodurch erreicht wird, daß das in der Einzahl gebildete reife Ei mit einem großen Protoplasmakörper sowie reichem Dottermaterial ausgestattet werden kann. Die beigefügten Schemata (Abb. 336) nach Boveri erläutern diesen Unterschied zwischen Samen- und Eireifung sehr klar.

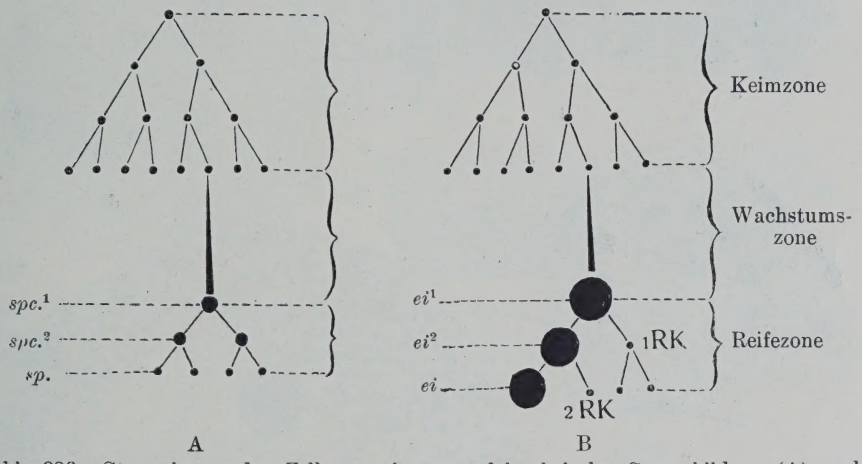


Abb. 336. Stammbaum der Zellgenerationen, welche bei der Samenbildung (A) und bei der Eibildung (B) aufeinander folgen; abgeändert nach Boveri. *ei*¹ unreifes Ei (Ovocyte 1. Ordnung) teilt sich in *ei*², Ovocyte 2. Ordnung und ¹*RK* erste Polzelle. Erstere teilt sich wieder in reifes Ei und ²*RK* zweite Polzelle. Die erste Polzelle (¹*RK*) kann sich nochmals teilen. *spc.*¹ Spermatocyte 1. Ordnung, *spc.*² Spermatocyte 2. Ordnung, *sp.* Spermien. Aus O. Hertwig.

Die Eier vieler Tiere können schon vor der Eireifung besamt werden, ja in manchen Fällen dringen die Spermien in die noch wachsenden jungen Oocyten ein und bleiben zunächst bis nach der Eireifung passiv im Ei liegen. Das ist z. B. beim Ei von *Saccocirrus* der Fall (Abb. 337). Beim Seesternei dagegen ist eine Besamung erst nach der ersten Reifungsteilung möglich, und die Eireifung des Seeigeleies vollzieht sich schon innerhalb des Ovars; die reifen (reduzierten) Eier gelangen in das Seewasser, und erst hier werden sie besamt.

Setzt man zu reifen Seestern- oder Seeigeleiern Samenzellen hinzu, dann sammeln sich diese sehr rasch um die Gallerthülle der Eier an (Abb. 338 A), doch vermag in der Regel nur ein einziges Spermatozoon in das Ei einzudringen, und zwar dasjenige, das sich zuerst der Eioberfläche genähert hat (Abb. 338 B). Sowie der Spermienkopf an das Ei anstößt, erhebt sich das Eiprotoplasma zu einem kleinen Höcker, dem Empfängnishügel (C), und hier dringt nun das Spermium mittels Bewegung seines Schwanzes in das Ei hinein (D, E). In demselben Moment wird aber an der Oberfläche des Eies eine feine Haut, die Dotterhaut, ausgeschieden, die mit anderen gleichzeitigen Ver-

änderungen des Eiplasmas das Eindringen weiterer Spermien in das Ei unmöglich macht (D, *dh*). Zwischen Dotterhaut und dem eigentlichen Eiplasma bildet sich, vom Empfängnishügel sich ausbreitend, ein Zwischenraum (E).

Der Schwanzfaden des Spermiums reißt beim Eindringen in das Ei vom Kopf und Mittelstück ab und bleibt in der Gallerte liegen. Bei

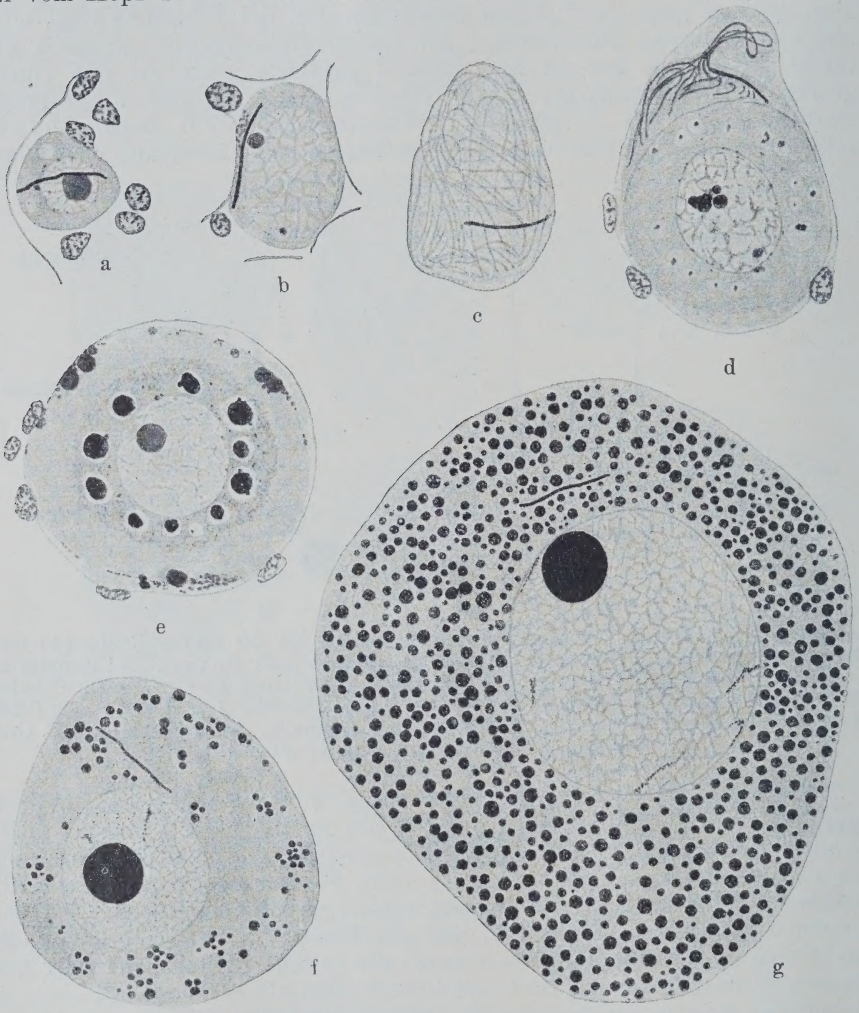


Abb. 337. Besamung der Oogonie von *Saccocirrus*. a junge Oogonie mit Spermium (quer über dem Kern), b—f Oogonien in verschiedenen Wachstumsstadien, g erwachsenes (unreifes) Ei. Nach Buchner.

anderen Objekten dagegen, z. B. dem Molluskenei *Physa*, das vor der Reifung besamt wird, gelangt er mit in das Eiprotoplasma (Abb. 339).

Der eingedrungene Spermakopf schwillt durch Aufnahme von Flüssigkeit allmählich auf und bildet sich zu einem kleinen Kern, dem Spermakern um. Gleichzeitig wird aber hinter dem Kern das Centrosom des Spermiums (das im sogenannten Mittelstück gelegen ist)

deutlich im Eiplasma als kleines Körperchen sichtbar. Man beobachtet eine Drehung des ganzen Spermiumkopfes, wodurch das zunächst an der Peripherie gelegene Centrosom gegen das Eiinnere zu liegen kommt (Abb. 340 B—E), wo eine immer deutlicher werdende Strahlung sich um dasselbe ausbildet. Das Spermiencentrosom (samt Spermienkern) rückt nun immer mehr in die Mitte des Eies, aber auch der Eikern

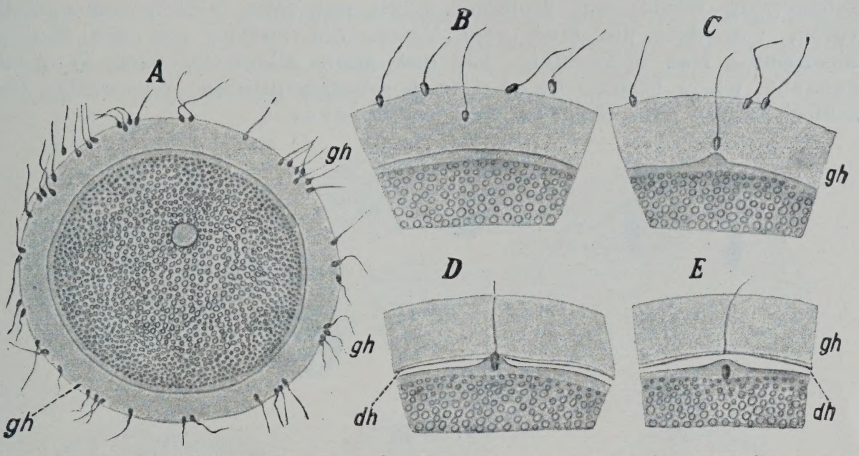


Abb. 338. Die einleitenden Vorgänge der Befruchtung am Asteridenei. Eindringen des Spermatozons. A Das Ei von Spermatozoen umgeben, B und C Vordringen der Spermatozoen in die Gallerthülle (*gh*), Bildung des Empfängnishügels (C), D und E Eindringen in die Eioberfläche, Bildung der Dotterhaut (*dh*), Abwerfen des Schwanzes (E). Nach Fol u. Wilson aus Korschelt u. Heider.

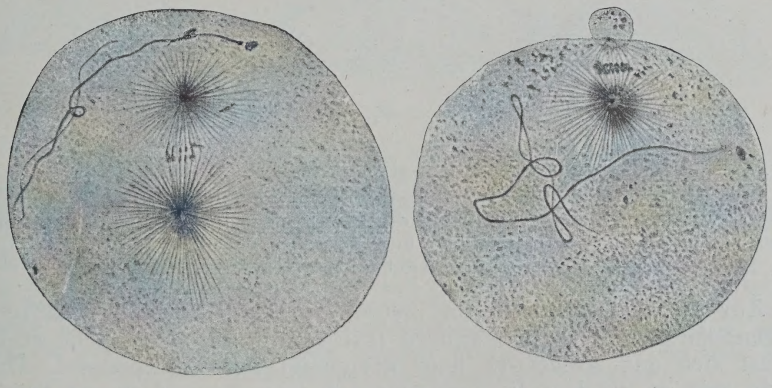


Abb. 339. Das Spermium und Beginn der Tätigkeit seines Centriols während der ersten und zweiten Reifeteilung des Eies von *Physa*. Nach Kostanecki aus Buchner.

wandert, wenn auch langsamer, gegen die Eimitte. Dort angelangt, verschmelzen Ei- und Samenkern zu einem einheitlichen Kern, dem Synkaryon, den man hier „Furchungskern" nennt (Abb. 340 G—J). Sie legen sich zunächst platt aneinander, sind aber noch durch die Kernmembran getrennt, bis schließlich diese Trennungsmembran aufgelöst wird und das männliche Chromatin in dem einheitlichen Bläschen liegt, wo es als eine sich stärker färbende kompaktere Chromatinmasse noch längere Zeit zu erkennen ist. Das Spermiencentrosom hat sich inzwischen geteilt und bildet nun die Pole der ersten Furchungsspindel (J).

Das Centrosom des befruchteten Eies stammt also von dem Spermiencentrosom ab (Boveri), während das Eicentrosom nach der Eireifung wahrscheinlich inaktiv geworden ist. Der Kern des sich furchenden Eies besteht jedoch zur einen Hälfte aus dem Eikern, zur anderen aus dem Samenkern. Da jeder von diesen beiden durch die Reduktionsteilung haploid geworden ist, so entsteht durch ihre Verschmelzung wieder ein diploider Kern mit zwei Chromosomengarnituren, von dem die eine vom Vater, die andere von der Mutter abstammt. Das befruchtete Ei, das ganz allgemein auch Zygote genannt wird, besitzt zwei Chromosomengarnituren, die reifen Geschlechtszellen oder Gameten dagegen nur eine.

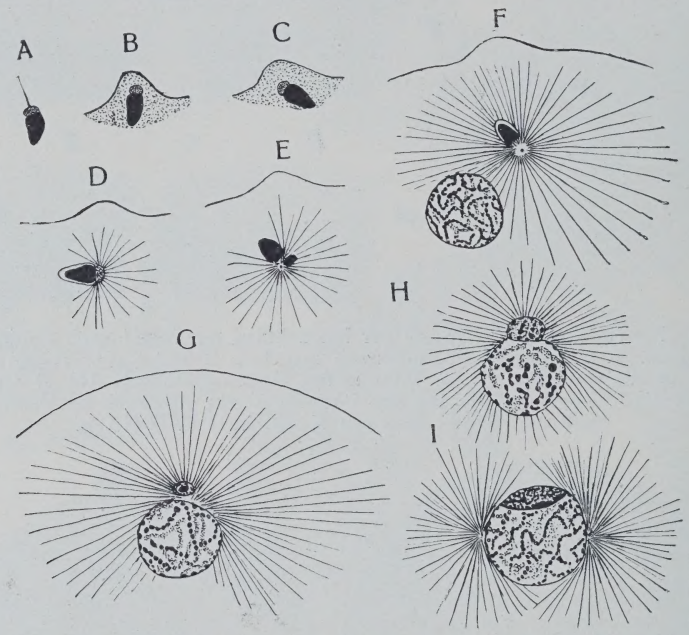


Abb. 340. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes*. A—F Eindringen des Spermatozoons und Rotation des Kopfes, E Abwerfen des Mittelstückes, G—I Annäherung und Aneinanderlegen des kleineren Sperma- und größeren Eikerns. Nach Wilson aus Korschelt u. Heider.

Zur Feststellung, daß im ersten Furchungskern die Hälfte der Chromosomen vom Ei, die andere Hälfte von der Samenzelle stammt, erweist sich das *Ascaris*-Ei noch geeigneter als das Seeigelei. Dieses Objekt war es, an dem die Vorgänge von van Beneden und Boveri zuerst in voller Deutlichkeit erkannt wurden. Die Reifung des *Ascaris*-eies vollzieht sich erst nach dem Eindringen der Samenzelle (Abb. 341). Die Vorgänge der Eireifung sind im Prinzip die gleichen, wie wir sie bei den Echinodermeneiern schon kennen gelernt haben. Die zwei Tetraden des unreifen Eies werden durch die beiden Reifeteilungen zunächst in zwei Dyaden (Abb. 341 C—J), dann in zwei Einzelchromosomen geteilt (Abb. 341 K—O). Auch der erste Polkörper teilt sich beim *Ascaris*-Ei regelmäßig ein zweites Mal (Abb. 341 O). Charakteristisch für die Eireifespindeln des *Ascaris*-Eies ist das Fehlen von deutlichen Centrosomen, was den Schluß nahelegt, daß sie in Rückbildung begriffen sind.

Während der zweiten Reifeteilung nimmt der Spermakern an Volumen zu, wobei zunächst in ihm ganz deutlich die beiden Chromosomen zu beobachten sind (Abb. 342a). Diese lösen sich allmählich unter Ausbildung eines Spiralfadens zu einer Art Ruhekern auf, in dem aber vielfach noch die vier Schleifen der beiden Chromosomen nachweisbar sind. Auch der Eikern zeigt dieselben Umänderungen (c). Nach Teilung des Spermiencentrosoms bilden sich in jedem der beiden Kerne sehr deutlich die beiden Chromosomen wieder aus (d), und sie rücken, ohne daß es vorher zu einer Verschmelzung des väterlichen und mütterlichen Kernes gekommen wäre, nach Auflösung der Kernbläschen direkt

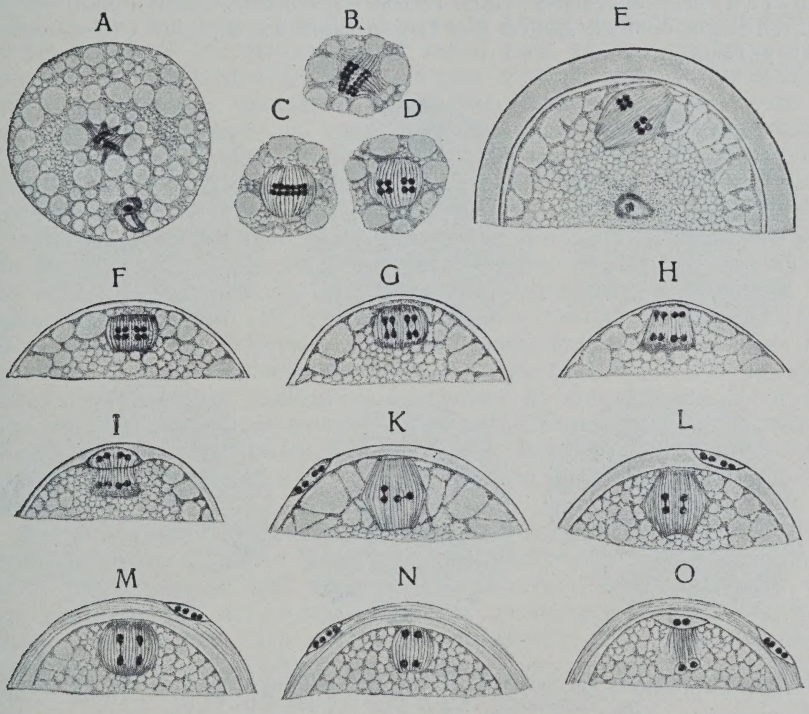


Abb. 341. Richtungskörperbildung bei *Ascaris megalocephala bivalens*. A—E Ausbildung der ersten Richtungsspindel; in A und E das Spermatozoon bzw. der in Ausbildung begriffene Spermakern. F—I Bildung des ersten Richtungskörpers, K und L die zweite Richtungsspindel, daneben der abgestoßene erste Richtungskörper, M—O Bildung des zweiten Richtungskörpers, daneben an der Eimembran der erste Richtungskörper. Nach Boveri aus Korschelt u. Heider.

in die Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel (Abb. 342d—f). Bei diesem Objekt läßt sich also mit aller Sicherheit die Kontinuität der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bis in die erste Furchungsteilung verfolgen.

Wenn wir die Gesamtheit der Vorgänge, die sich bei der Metazoenbefruchtung abspielen, überblicken, so können wir, abgesehen von der typischen Verschiedenheit von Ei- und Spermatozoon (auf die an dieser Stelle noch nicht näher eingegangen werden soll), drei Einzelvorgänge herauslösen, die das Gesamtbild beherrschen: Reduktion, Kernverschmelzung und Furchungsbeginn (Entwicklungserregung). Der erste, die Reduktion der Ei- und Samenzelle, setzt die Zahl der

Chromosomen in den reifen Geschlechtszellen auf die Hälfte der Normalzahl herab, reduziert sie. Die diploiden Zellen des Organismus werden zu haploiden Zellen. Man kann mit der Mehrzahl der Botaniker ganz allgemein die diploide Zelle, an der der Vorgang der Reduktionsteilung sich abspielt, „Gonotokont", die daraus hervorgehenden haploiden Zellen „Gonen" nennen, auch wenn der Vorgang nicht an eine Ei- und Samenbildung, sondern an eine agame Fortpflanzung geknüpft ist. Die näheren Einzelheiten werden wir später im Zusammenhang noch besprechen. Für die Metazoenbefruchtung charakteristisch ist der Umstand, daß hier die Reduktion direkt der Befruchtung vorausgeht und daß nur eine einzige Zellgeneration (die reifen Geschlechtszellen) haploid ist, während alle übrigen Zellen des Organismus die diploide Chromosomenzahl aufweisen.

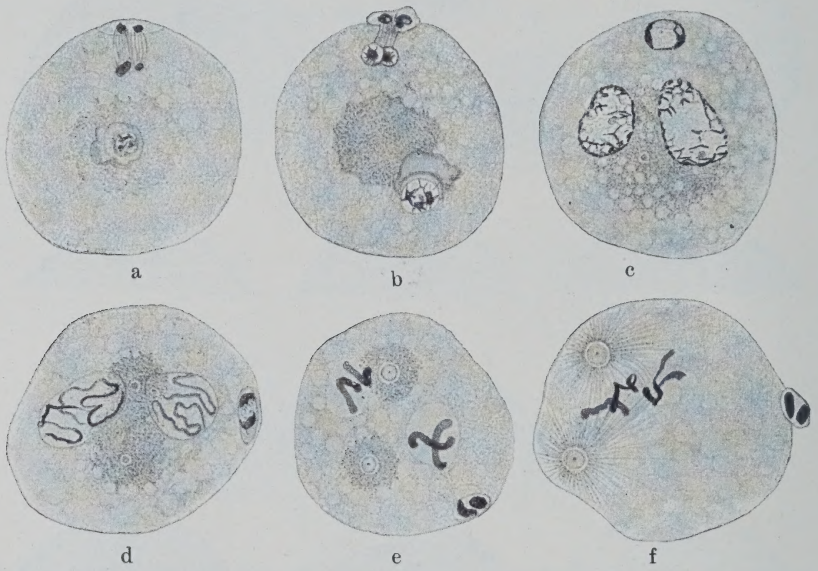


Abb. 342. Entwicklung der beiden Vorkerne und Bildung der ersten Furchungsspindel im *Ascaris*-Ei. Nach Boveri aus Buchner.

Aus erbtheoretischen Überlegungen heraus hatte Weismann schon sehr frühzeitig, noch vor Entdeckung der eigentlichen Reduktionsvorgänge gefordert, daß zwischen zwei Befruchtungen ein solcher Prozeß eingeschaltet sein müßte, da es sonst bei jeder neuen Befruchtung zu einer weiteren Summation der Erbanlagen, deren Lokalisation in den Chromosomen angenommen wird, kommen müßte. Als man in den Reifeerscheinungen der tierischen Eier- und Samenzellen diesen theoretisch geforderten Prozeß dann aufgefunden hatte, hat man ihn zunächst lange Zeit nur teleologisch beurteilen können als eine Vorbereitung, da die Reduktion bei den Metazoen direkt der Befruchtung vorausgeht. Die richtige Deutung hat sich erst viel später aus dem Vergleich mit den Reduktionsvorgängen der Protisten, Algen und Pilze ergeben, auf die wir noch zu sprechen kommen werden. Die Reduktionsteilungen gehören aber, das sei schon hier mit allem Nachdruck betont, unbedingt zu einer Befruchtung.

Der zweite Einzelvorgang ist die Verschmelzung zweier haploider Zellen und ihrer Kerne (der Gametenzellen und -kerne) zu einer neuen einheitlichen, nun wieder diploiden Zelle. Bei dieser Zellverschmelzung stammt das ganze Protoplasma vom Ei, und die Samenzelle steuert nur Kern und Centrosom zur neuen Zelle bei. Bei vielen Formen wird zwar auch Samenprotoplasma, sei es in Form des Schwanzfadens (s. oben) oder eines kleinen Plasmakörpers, wie bei den atypisch gebauten *Ascaris*-Spermien, mit eingeführt. Da mit dem Spermium-Plasma von *Ascaris* auch Mitochondrien ins Ei gelangen, haben manche Forscher weitgehende Folgerungen an diese Beobachtung geknüpft und geglaubt, die Mitochondrien als Träger von Erbanlagen in Anspruch nehmen zu dürfen. Da das Schicksal der Mitochondrien meist nicht genau verfolgt werden kann und in verschiedenen Fällen ein sehr verschiedenes ist (manchmal werden sie verteilt, manchmal unsichtbar, manchmal geraten sie in eine einzige Blastomere), so kann diese Annahme gänzlich unbegründet gelten. Wenn auch eine Beteiligung von Mitochondrien des Spermatozoons an der Entwicklung des befruchteten Eies in manchen Fällen nicht in Abrede gestellt werden kann, so sind es doch allein die Kerne, die sich gleichmäßig dabei beteiligen. Aus dieser Gleichheit des Anteils der Eier und Spermien an der Bildung der Zygote hat man schon sehr bald nach Entdeckung der genaueren cytologischen Vorgänge die Auffassung vertreten (Weismann, O. Hertwig, Strasburger), daß die Kerne eine Erbsubstanz (Keimplasma) enthalten und daher hat man auch in der Verschmelzung zweier Kerne (die durch ihre Chromosomengarnituren zwei Individuen vertreten) zu einem neuen Kern mit doppelter Chromosomengarnitur, einer väterlichen und einer mütterlichen, das Wesen der Befruchtung erblickt. Weismann hat daher die Befruchtung als Amphimixis, als Keimplasmamischung bezeichnet.

Wenn auch die Auffassung, daß die Verschmelzung zweier haploider Kerne zu einem diploiden einen der Wesenszüge der Befruchtung ausmacht, richtig ist, so sind doch gewisse theoretische Vorstellungen, die man zugleich mit der Amphimixislehre verknüpfte, nicht allgemein gültig; denn es hat sich später herausgestellt, daß es bei niederen Organismen in weiter Verbreitung Befruchtungsvorgänge gibt, bei denen keine Amphimixis, keine Vereinigung der Erbmassen zweier vorher getrennter Individuen zustande kommt, und die doch typische Befruchtungsvorgänge sind, die sog. automiktischen Befruchtungen.

Das dritte hervorstechende Moment der Metazoenbefruchtung ist schließlich der Umstand, daß das teilungsunfähige Ei, dessen Centrosom entweder völlig verschwunden oder inaktiv ist, durch Einführung des aktiven Spermiencentrosoms wieder teilungs- und entwicklungsfähig wird. Die entwicklungserregende Wirkung der Befruchtung hatte man zunächst als das allein Wesentliche betrachtet. Ihr verdankt ja auch der Begriff „Befruchtung“ seine Entstehung, wenn auch seine Bedeutung eine ganz andere geworden ist. Der Vergleich mit den Befruchtungsvorgängen niederer Organismen sowie die Erscheinungen der natürlichen und künstlichen Parthenogenese (s. oben S. 343 u. 379) zeigen aber deutlich, daß die Entwicklungserregung nur eine Begleiterscheinung mancher Befruchtungsvorgänge darstellt, aber nicht zum Wesen gehört.

Erst wenn wir die Gesamtheit der Befruchtungsvorgänge (also auch die niederer Organismen) vergleichend betrachten, können wir die eigentlichen Wesenszüge dieses Lebensprozesses erkennen.

b) Befruchtungsvorgänge der Protozoen und Pflanzen.

Die Befruchtungsvorgänge der niederen Organismen, der Protisten, Algen und Pilze vollziehen sich meistens insofern in gleicher Weise wie die der Tiere, als auch bei ihnen zwei Zellen, die Gameten, miteinander unter Kernvereinigung verschmelzen. Dieser Modus findet sich auch bei allen höheren Pflanzen. Man bezeichnet im allgemeinen diese Art der Befruchtung als Kopulation. Im einzelnen ist das Bild, unter dem sich der Vorgang abspielt, bei den verschiedenen Formen sehr verschieden. Neben echter Eibefruchtung oder Oogamie, die der der höheren Tiere völlig gleicht, gibt es Kopulation von meist kleineren, mehr oder minder gleichartigen Geschlechtszellen (Isogameten), die oft mit Geißeln ausgestattet sind. Von hier aus finden sich alle Uebergänge von scheinbarer Gleichheit der kopulierenden Gameten bis zu der scharf ausgeprägten Differenzierung in Eier und Samenzellen, die hier meist als Makro- und Mikrogameten bezeichnet werden. Und schließlich gibt es eine Art der Kopulation, bei der die Gameten von gewöhnlichen Zellindividuen nicht oder kaum zu unterscheiden sind.

Die Mannigfaltigkeit wird aber noch größer und zunächst verwirrender, weil auch Befruchtungstypen vorkommen, die von dem gewohnten Bild der Verschmelzung zweier einkerniger Gameten völlig abzuweichen scheinen. So gelangen bei der sog. Gametangienkopulation nicht einwertige, einkernige Gameten, sondern vielkernige, ungeteilte Elternzellen zur Verschmelzung. Bei der Konjugation der Infusorien verschmelzen überhaupt keine Zellen, sondern es werden nur paarweise Kerne, eventuell mit etwas Plasma, ausgetauscht, die kopulieren, und schließlich gibt es unter den automiktischen Selbstbefruchtungsvorgängen extreme Fälle, wobei nur einzelne Kerne innerhalb einer ungeteilten Zelle miteinander verschmelzen. Und doch müssen wir nach all dem, was sich dabei gleichzeitig abspielt, auch diese Vorgänge unbedingt als Befruchtung ansprechen.

1. Kopulation.

α) Hologamie.

Bei vielen Protisten (manche Rhizopoden und Flagellaten, konjugate Algen) finden sich Befruchtungsvorgänge, die mit keiner Fortpflanzung verbunden sind und bei denen die kopulierenden Gameten sich auch in keiner Weise von den vegetativen Individuen unterscheiden. Zwischen einer größeren oder geringeren Anzahl von Fortpflanzungsprozessen, einfachen Zellteilungen, finden sich zu gewissen Zeiten Befruchtungsvorgänge eingeschaltet, indem zwei Zellindividuen miteinander verschmelzen. Diese Art der Kopulation nennt man Hologamie. Dabei können die kopulierenden Gameten eine mehr oder minder deutliche, geschlechtliche Verschiedenheit aufweisen, anisogam sein, oder aber es lassen sich an ihnen, wenigstens morphologisch, keine besonderen geschlechtlichen Unterschiede auffinden, sie sind isogam.

Die einfachsten Fälle von isogamer Hologamie finden wir bei konjugaten Algen. Bei der Mesotaeniaceae *Cylindrocystis Brébonissonii*,

deren cytologische Vorgänge (speziell die Reduktion) in neuerer Zeit Kaufmann klargelegt hat, spielt sich dieselbe folgendermaßen ab (Abb. 343).

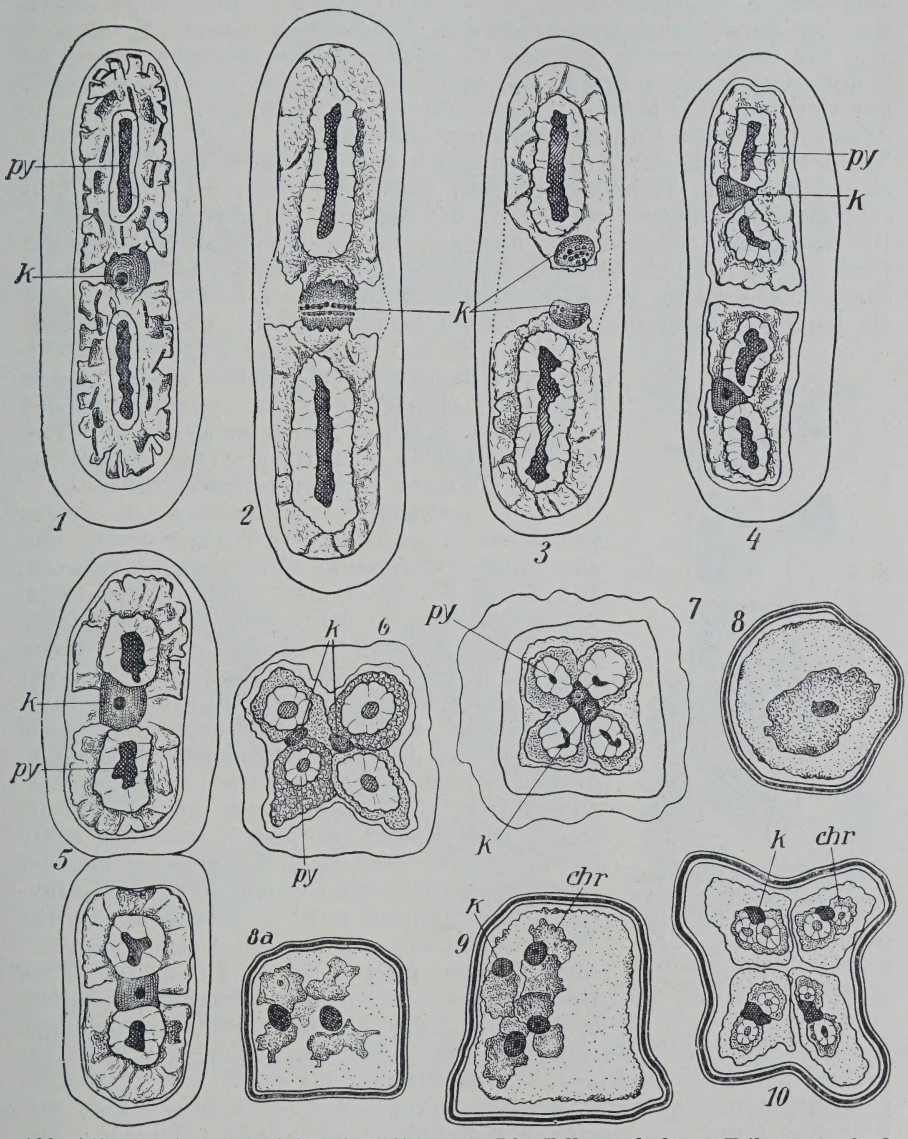


Abb. 343. *Cylindrocystis Brébissonii.* 1—5 Die Zelle und deren Teilungen. 6—8 Bildung der Zygote. 8a—10 Keimung. *k* Kern, *py* Pyrenoid, *chr* Chromatophor. Nach Kauffmann aus Oltmanns.

Die Fortpflanzung ist hier eine einfache Zellteilung, wie sie die Abb. 343 1—4 zeigt. Bei der Befruchtung verschmelzen nun zwei Zellen, die sich von den vegetativen nur durch ihren größeren Gehalt an Reservestoffen unterscheiden, miteinander, wobei auch die Kerne

verschmelzen und das Verschmelzungsprodukt, die Zygote, sich zu einer Kugel abrundet und mit einer Cystenhülle umgibt (5—8). Mit der Zygotenbildung ist hier eine Sistierung der Fortpflanzung — die Einschaltung einer Ruheperiode — verbunden, also gerade das Gegenteil wie bei der entwicklungserregenden Eibefruchtung eines Metazoons.

Die kopulierenden Gameten wie sämtliche sich teilenden Zellen der Konjugaten besitzen bereits die reduzierte haploide Chromosomenzahl, nur eine einfache Chromosomengarnitur (bei *Cylindrocystis* 20). Nur die Zygote weist zwei Chromosomengarnituren auf, nur sie ist diploid (40). Bei der Keimung der Zygote teilt sich nun der Kern durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen in vier, wobei die diploide Chromosomenzahl des Zygotenkerns wieder auf die haploide (20) herabgesetzt wird. Die Reduktion vollzieht sich hier also in der Zygote direkt nach der Karyogamie, der Kernverschmelzung. Der Reduktionsteilung folgt dann eine Zerlegung des Protoplasmainhaltes in vier Zellen, deren jeder ein haploider Kern sowie ein Chromatophor zugeteilt wird (Abb. 333, 8a—10). Nach Verlassen der Zygotenhülle entwickelt sich jede der vier Zellen wieder zu dem typischen Zellindividuum der *Cylindrocystis* und vermehrt sich in der bereits beschriebenen Weise durch Zellteilung. Es ist also nur die Zygote diploid, sämtliche übrigen Zellen sind haploid.

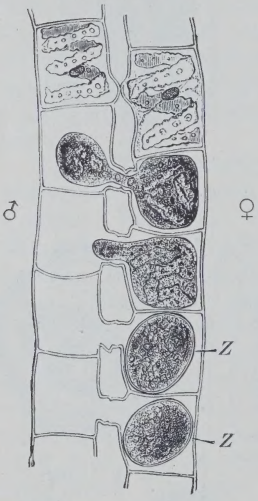


Abb. 344. Kopulation von *Spirogyra quinina*. Links männlicher Faden (♂), rechts weiblicher (♀). *Z* Zygoten. Vergr. 240fach. Nach Strasburger.

Die verwandten *Spirogyra*-Arten zeigen prinzipiell denselben Befruchtungsvorgang, der aber einige interessante Abweichungen aufweist. Die Zellen der Spirogyren leben nicht einzeln, sondern bleiben in langen Zellfäden vereinigt. Die Zellvermehrung vollzieht sich aber auch nur durch einfache Zellteilung. Ein Teil der Arten dieser Gattung ist nun deutlich getrenntgeschlechtlich, und bei der Befruchtung erweisen sich die Zellen des einen Fadens als weibliche, die eines anderen als männliche Gameten. Die letzten sind meist etwas kleiner als die ersten und wandern bei der Befruchtung aktiv in die Zellen des weiblichen Fadens hinüber (Abb. 344). Die Karyogamie und die Reduktionsteilung spielen sich in derselben Art und Weise ab, wie wir es oben bei *Cylindrocystis* kennen gelernt haben (Tröndle). Zum Unterschiede von den Mesotaeniaceen gehen hier jedoch (wie bei den Reduktionsteilungen der tierischen Eier) drei von den vier gebildeten haploiden Kernen zugrunde, indem sie allmählich in dem Protoplasma der Zygote zusammenschrumpfen und aufgelöst werden, und aus der keimenden Zygote entwickelt sich nur eine einzige, nun wieder haploide Zelle (Abb. 345). Die drei zugrunde gehenden Kerne (Reduktionskerne) entsprechen gewissermaßen den Polkörperchen der Eireifung der Tiere.

Die Reduktionsteilungen sind also bei den konjugaten Algen — und solche Fälle finden sich noch in weiter Verbreitung bei Protozoen, Algen und Pilzen — die unmittelbare Folge der Karyogamie bzw. des letzten Aktes derselben, der paarweisen Vereinigung der Chromosomen. Die Reduktion gehört demnach mit zum Wesen der Be-

fruchtung und diese stellt sich uns dar als die Verschmelzung zweier Zellen bezw. ihrer Kerne mit darauffolgender Reduktion. Die Kernverschmelzung kann hier als die Ursache der Reduktion angesprochen werden.

Bei den Tieren, auch den meisten Protozoen, geht nun die Reduktion „scheinbar" der Befruchtung voraus. Sie besitzt, wie man sich ausgedrückt hat, einen „prophetischen" Charakter und konnte früher

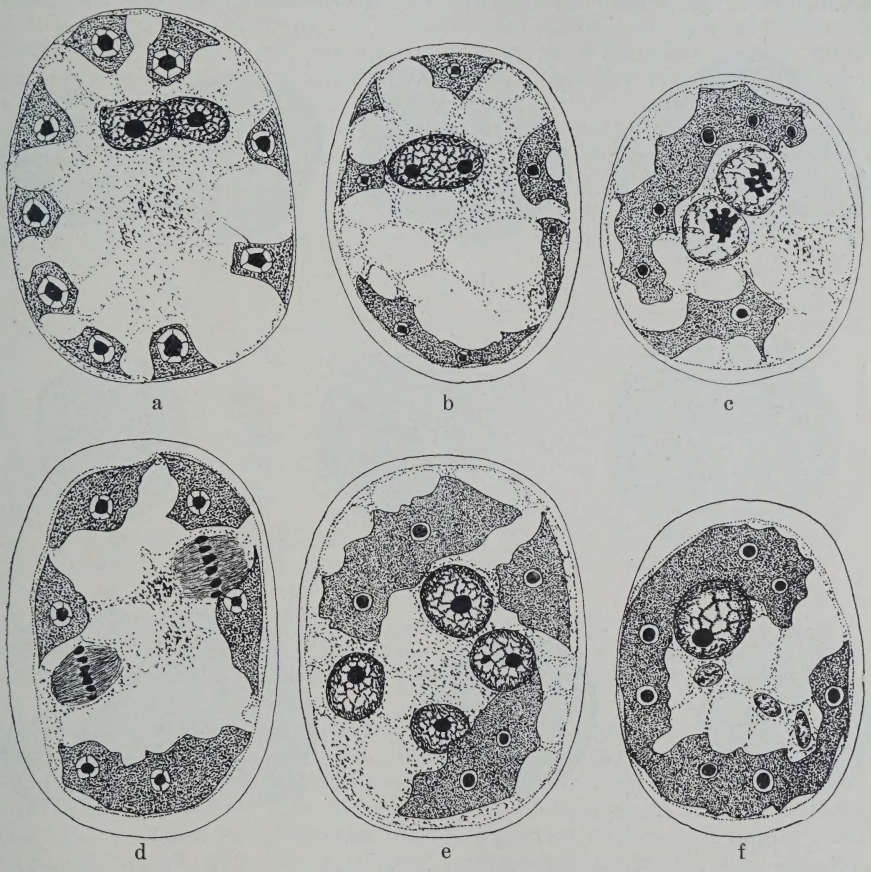


Abb. 345. *Spirogyra longata.* a und b Verschmelzung der Gametenkerne in der Zygote. c Interkinese nach der ersten Reduktionsteilung. d Zweite Reifeteilung (Metaphase). e, f von den 4 gebildeten Kernen gehen 3 zugrunde, es bleibt nur 1 erhalten. Die Chlorophyllbänder wandständig durchschnitten gezeichnet. Nach Tröndle.

nur teleologisch verstanden werden als Einrichtung, um die Summierung der Erbanlagen der Chromosomen zu verhüten.

Ein weiteres Beispiel von Hologamie, das Hartmann und Nägler bei der *Amoeba diploidea* beschrieben haben, zeigt uns, daß die Reduktion auch hier als Folge der Kernverschmelzung aufzufassen ist. Es findet bei der Gametenverschmelzung und der Entwicklung der Zygote noch keine Kernverschmelzung statt, sondern die Gametenkerne sowie ihre sämtlichen Abkömmlinge in den vegetativen Zellen teilen sich durch sog. konjugierte Kernteilungen (Abb. 346a—c). Alle

vegetativen Individuen, die sich auch hier nur durch Zweiteilung vermehren, sind also im Gegensatz zum ersten Beispiel diploid, was durch die Zweizahl der Kerne auch morphologisch klar zutage tritt. Der letzte Akt der Befruchtung, die Karyogamie und die darauf folgende Reduktion, findet erst bei Eintritt einer neuen Befruchtung statt. Dies vollzieht sich in der Weise, daß je zwei diploide Amöben sich aneinanderlegen und sich gemeinsam encystieren (Befruchtungsepidemie) (Abb. 346 d, e). Jetzt erst verschmelzen die Abkömmlinge der Gameten-

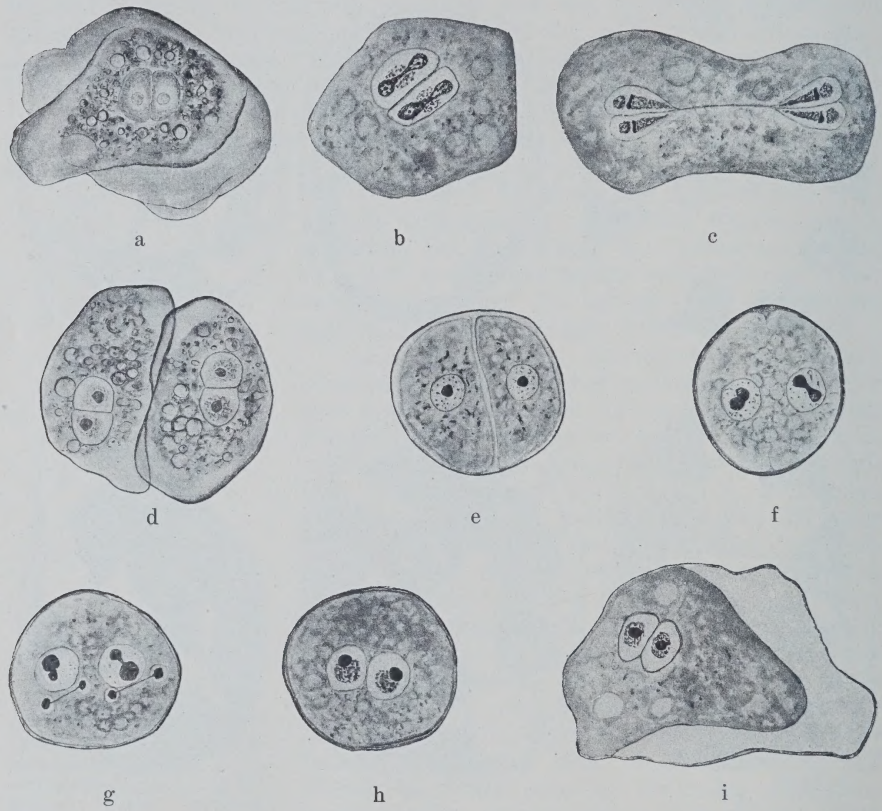


Abb. 346. *Amoeba diploidea.* a—c Vegetative Teilung (a nach dem Leben), d—h Befruchtung, d Kopulation, e Karyogamie, f und g Reduktion, Auflösung der Scheidewand, h reife Cyste, i soeben aus der Cyste geschlüpfte Amöbe. Vergr. 1800fach. Nach Hartmannn u. Nägler 1908 aus Hartmann-Schilling.

kerne von der vorausgegangenen Befruchtung, und auf die Kernverschmelzung erfolgt in jedem Partner sofort, wie im ersten Beispiel, eine zweimalige Kernteilung, eben die Reduktionsteilung (f, g). Drei von den reduzierten Kernen gehen zugrunde (entsprechend den Reduktionskernen von *Spirogyra* und den Polkörperchen tierischer Eier) und die beiden haploiden Gametenkerne rücken im Plasma der inzwischen verschmolzenen Gameten aufeinander zu und legen sich aneinander, ohne jedoch zu verschmelzen (h). Die endgültige Karyogamie und die Reduktion sind verschoben bis zu einer neuen Befruchtung.

Der Fall von *A. diploidea* ist nicht nur auf die Amöbe beschränkt, sondern findet sich in weiter Verbreitung bei Pilzen. Hier ist fast allgemein die diploide Generation durch zwei getrennte Kerne ausgezeichnet, die Abkömmlinge der unverschmolzenen Gametenkerne sind und sich durch sog. konjungierte Kernteilungen vermehren (siehe Abb. 365 S. 443). Auch bei Haplosporidien werden wir solche Fälle noch kennen lernen.

Im Prinzip gilt dies auch für alle Tiere, denn hier bleiben, wenn auch der Karyogamie sofort in der Zygote (Ei) stattfindet, die generativen Teile der Gametenkerne, die Chromosomen, in Wirklichkeit auch innerhalb der gemeinsamen Kernhöhle gesondert, wie der doppelte (diploide) Chromosomenbestand lehrt.

Die **Autonomie der väterlichen und mütterlichen Chromosomen** in den diploiden Zellkernen ergibt sich eigentlich schon als Folgerung aus der früher erörterten Boverischen Theorie von der Individualität der Chromosomen. Außerdem gibt es aber auch noch eine Reihe von Tatsachen, die sie sozusagen ad oculos demonstrieren. Es

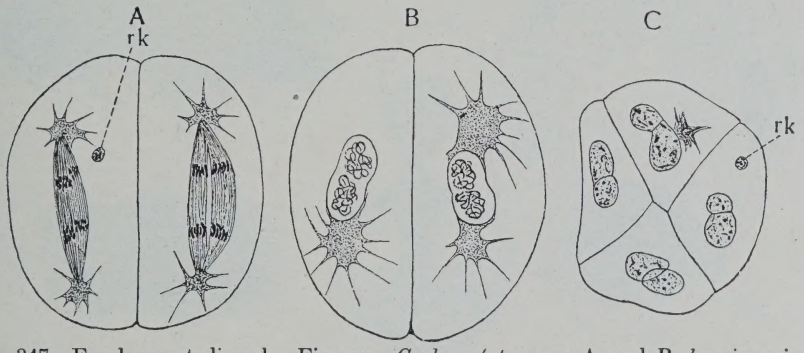


Abb. 347. Furchungsstadien des Eies von *Cyclops* (*strenuus* A und B, *brevicornis* C), um die Gonomerie der Kerne (C) und die Autonomie des väterlichen und des mütterlichen Chromatins zu beweisen. Nach Rückert u. Haecker aus O. Hertwig.

finden sich nämlich gewissermaßen Zwischenstufen zwischen dem eben berichteten Fall, bei dem die väterlichen und mütterlichen Kernteile dauernd während des ganzen vegetativen Lebens als gesonderte Kerne vorhanden sind, und dem normalerweise einheitlichen diploiden Kern der höheren Tiere und Pflanzen, dessen gesonderte Herkunft aus je einer väterlichen und einer mütterlichen Chromosomengarnitur nur indirekt erschlossen werden kann.

Bei den Furchungsteilungen vieler Tiere kommen nämlich konjugierte Kernteilungen vor. (Zuerst von Häcker und Rückert bei *Cyclops*-Arten, von Conklin bei der Schnecke *Crepidula* beobachtet.) Der Inhalt von Ei und Samenkern wird nicht etwa wie beim Seeigelei gemischt, sondern die beiden Kerne resp. ihre Chromosomen bleiben deutlich getrennt. So lassen bei den Copepoden (Abb. 347) die Kerne der Furchungszellen auch in späteren Stadien eine deutliche Zusammensetzung aus zwei Hälften erkennen, indem entweder zwei aneinandergelagerte Kerne, also wie bei *A. diploidea*, sich finden, oder aber die Kerne zweilappig erscheinen (Abb. 347 C, 348). Bei der Kernteilung tritt zwar eine einheitliche Spindel auf, dieselbe ist jedoch häufig aus zwei deutlich parallel gelagerten Spindelhälften zusammengesetzt,

von denen jede die Hälfte der Chromosomen enthält (Abb. 347 A). Diese Erscheinung wird als **Gonomerie** bezeichnet und man kann in ihr mit Recht einen Beweis für das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernanteile erblicken.

Diese Befunde sind neuerdings durch Experimente von Alverdes vervollständigt worden. Cyclopsmännchen wurden mit Radium[1]) bestrahlt und dann mit gesunden Cyclopsweibchen zur Kopulation gebracht. Bei genügend langer Bestrahlungsdauer ließen sich in den ersten Furchungsteilungen der so erzeugten Embryonen stets an einem Kern des Gonomeriepaares resp. der Hälfte der Chromosomen Degenerationserscheinungen feststellen, die auf Schädigungen durch die Radiumbehandlung zurückzuführen sind (Abb. 349). Auch noch auf späteren Furchungsstadien konnte bemerkt werden, daß pyknotische Chromatinbrocken und ähnliche abgeänderte Mitosen wie in den früheren Stadien vorkommen.

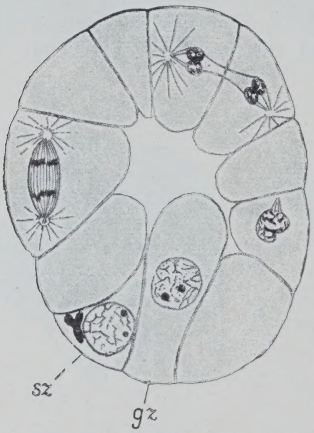


Abb. 348.

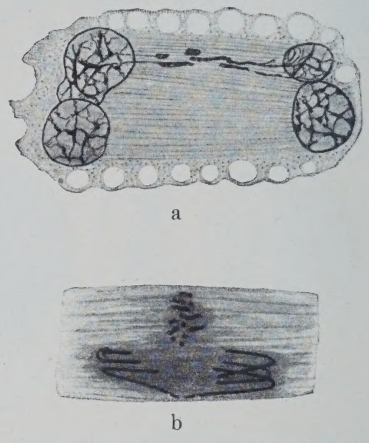


Abb. 349.

Abb. 348. 16-Zellenstadium von *Cyclops brevicornis*. Nach Haecker aus O. Hertwig.

Abb. 349. Gonomere Kernteilungen von *Cyclops viridis* nach Radiumbehandlung. a Tochterkerne der 1. Furchungsteilung. Mütterliche Kernanteile normal, väterliche infolge der Teilungsunfähigkeit der Chromosomen durch Chromatinbrücken miteinander verbunden. b Die mütterlichen Chromosomen in später Anaphase, die väterlichen sind zwar ausgebildet, aber bewegungsunfähig. Vergr. 1500fach. Nach Alverdes.

Die Hologamie der *Amoeba diploidea* unterschied sich von der vorher geschilderten (bei Konjugaten) vor allem durch den Ort, an dem die Reduktion stattfand. Bei diesen vollzieht sie sich direkt in der keimenden Zygote, bei der Amöbe und allen höheren Tieren bei der Gametenbildung. Mit Wilson kann man den einen Typus daher als zygotische Reduktion, den anderen als gametische bezeichnen. Bei der zygotischen Reduktion ergibt sie sich ohne weiteres als Folge der vorausgegangenen Karyogamie. Aber auch die gametische Reduktion ist genau so zu beurteilen. Auch bei höheren Tieren, selbst wenn die Kerne zu einem einheitlichen Furchungskern verschmolzen sind, bleiben ja die väterlichen und mütterlichen Chromosomen getrennt und werden getrennt durch sämtliche Zellen geführt, um erst bei der Gameten-

1) Radiumstrahlen üben nur eine schädigende Wirkung auf den Kern (Chromosomen), nicht auf das Centrosom aus, das dadurch nicht inaktiviert wird.

bildung vor der Reduktionsteilung in den sog. synaptischen Prozessen miteinander in Beziehung zu treten.

Zum Schluß sei noch als Beispiel einer auch morphologisch ausgesprochen anisogamen Hologamie die Kopulation von *Chlamydomonas braunii* nach Goroschankin angeführt. Die beigefügte Abbildung (Abb. 350) genügt ohne weiteres, um zu verstehen, worum es sich handelt. *Chlamydomonas* gehört, wie die meisten Algen, zu den Formen mit zygotischer Reduktion.

Die eben geschilderten Fälle von Hologamie machen uns nicht nur den Zusammenhang von Befruchtung und Reduktion klar, sondern sie zeigen zugleich in schärfster Weise die Unabhängigkeit von Befruchtung und Entwicklungserregung bzw. Fortpflanzung. Die Befruchtung schließt bei all diesen Formen mit einer Encystierung, mit einer Ruheperiode, dem Eintritt einer Teilungsunfähigkeit ab, bewirkt also gerade das Gegenteil, wie die Metazoenbefruchtung. Erst wenn die Cysten unter andere Bedingungen kommen, wozu oft noch ein längeres Zeitintervall hinzukommen muß, setzt, ausgelöst durch die veränderten

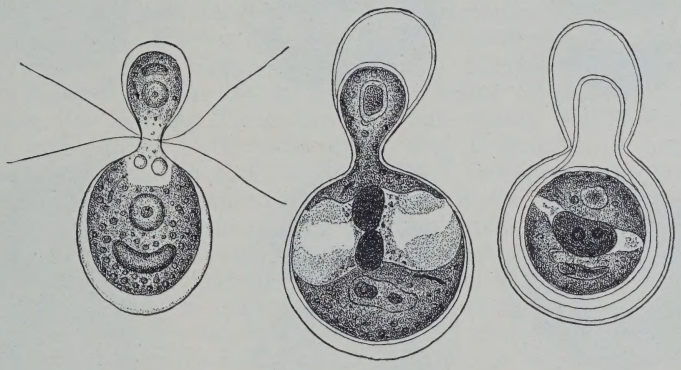


Abb. 350. *Chlamydomonas Braunii.* Anisogame Hologamie. Nach Goroschankin aus Oltmanns.

Außenbedingungen, die Entwicklung und Fortpflanzung wieder ein. Andererseits kann man durch fortgesetzte gleiche Kultur unter günstigen Bedingungen die Befruchtung und mit ihr die damit verbundene Entwicklungshemmung ausschalten. Aber selbst wenn die Encystierung, die Entwicklungshemmung, nicht mit der Befruchtung der *Amoeba diploidea* verbunden wäre, so lehrten diese Beispiele doch die vollständige Unabhängigkeit von Befruchtung und Fortpflanzung oder Vermehrung. Die Zahl der Individuen von *A. diploidea* auf der Platte wird nämlich durch die Befruchtung nicht nur nicht vermehrt, sondern, da je zwei Tiere paarweise zu einem Individuum verschmelzen, vermindert, auf die Hälfte herabgesetzt. Dies gilt aber für alle Fälle von Hologamie:

Befruchtung und Fortpflanzung, Befruchtung und Entwicklungserregung sind demnach, wie die bei Protisten weit verbreiteten Fälle von Hologamie unzweideutig lehren, vollkommen voneinander verschiedene Vorgänge, die nur bei den meisten Tieren und Pflanzen (allen höheren, aber auch bei vielen niederen) dauernd miteinander kombiniert sind.

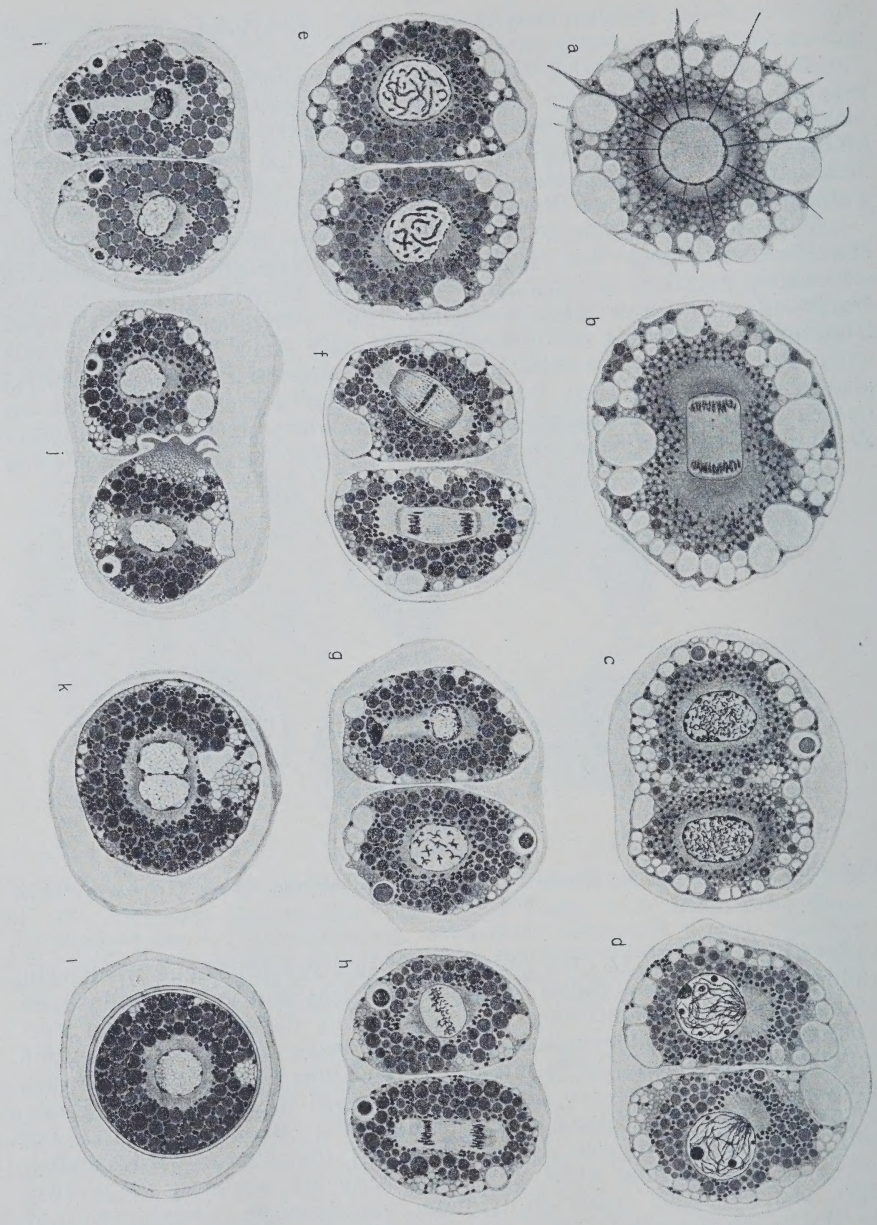


Abb. 351. *Actinophrys sol.* Überblick über den Verlauf der Pädogamie. a Umwandlung des vegetativen Tiers in den Gamonten (Einziehen der Axopodien) b Telophase der progamen Teilung (Gallerthülle bereits ausgeschieden) c Vorbereitung auf das Bukettstadium, Beginn der (progamen) Cytoplasmateilung, d Gametenpaar auf dem Bukettstadium, e desgl. im Strepsitän- (links) und Diakinesestadium (rechts), f erste Reifungsteilung, g Telophase der ersten Reifungsteilung (links; I. Richtungskörper unten) und Interkinese (rechts; I. Richtungskörper oben), h zweite Reifungsteilung (in jedem Gameten liegt unten der erste Richtungskörper), i Telophase der zweiten Reifungsteilung

(links; II. Richtungskörper unten, I. Richtungskörper links unten) und Vorkernbildung (rechts; II. Richtungskörper links unten, I. rechts unten), j Kopulation (rechts der ♂ Gamet, vor dessen Pseudopodium das Ektoplasma des ♀ zurückweicht; im ♀ links unten die beiden Richtungskörper, im ♂ rechts unten der I. Richtungskörper), k junge Zygote vor der Karyogamie, l fertige Cyste mit Cystenmembran. Die (geschrumpfte) Gallerthülle ist als schmaler Streifen dargestellt. Die dunklen Cytoplasmaeinschlüsse sind Reservefettropfen. Vergr. ca. 760fach. Nach Bělař 1922.

β) Merogamie.

Am häufigsten vollziehen sich die Kopulationen (sowie die Befruchtungsvorgänge überhaupt) bei den Protozoen und Algen in der Weise, daß nicht gewöhnliche vegetative Zellindividuen kopulieren, sondern kleinere, direkt aus einer Teilung, meist einer Vielfachteilung hervorgegangene, wobei diese Vielfachteilung häufig in anderer Weise verläuft, als die gewöhnliche Art der Fortpflanzung. Nur in diesem Falle, den man als Merogamie bezeichnet, kann man bei Einzelligen von einer geschlechtlichen Fortpflanzung reden, einer Gametogonie. Die Gameten-bildenden Elternzellen nennt man vielfach Gamonten. Die Merogamie, die Kopulation zwischen kleinen, direkt aus einer Teilung (Vielfachteilung) hervorgegangenen Gameten findet sich in den verschiedensten Gruppen der Protozoen wie der Algen, und in den verschiedenen Gruppen finden sich allerhand Übergänge von morphologischer Isogamie bis zu ausgesprochener Oogamie, die der Eibefruchtung der höheren Tiere durchaus entspricht. Solche Reihen der sexuellen Ausbildung trifft man unter den Protozoen in der Klasse der Sporozoen (Gregarinen, Coccidien), unter Grünalgen bei den Volvocales, Ulotrichales, Siphoneen, in gleicher Weise aber auch bei den Braunalgen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die extreme Eibefruchtung sich in den verschiedenen systematischen Gruppen selbstständig, parallel entwickelt hat, und es läßt sich auch vielfach zeigen, daß die Entwicklung in den verschiedensten Gruppen in verschiedener Weise erreicht worden ist, so bei Coccidien und höheren Volvocineen durch Unterdrückung der Kern- und Zellteilung in dem heranwachsenden Ei, also durch Ausfall der eigentlichen Fortpflanzung im weiblichen Geschlecht, bei *Vaucheria* dagegen durch nachträgliche Auswanderung der Kerne bis auf einen aus der Eianlage; ähnliche Verhältnisse in den verschiedensten Variationen treffen wir auch bei den Oomyceten unter den Pilzen. In allen diesen Gruppen ist zunächst die geschlechtliche Differenzierung der Gameten nur gering und ihre Bildung vollzieht sich in beiden Geschlechtern übereinstimmend. Die meist etwas größeren, reservestoffreicheren Gameten werden als weibliche betrachtet und Makrogameten genannt, die kleineren, vielfach stärker beweglichen, durch stärkere Ausbildung der lokomotorischen Elemente ausgezeichneten (meist sind sie mit Geißeln ausgestattet) als männliche Gameten oder Mikrogameten. Richtiger und besser sind jedoch die Ausdrücke Gynogamet für weiblich und Androgamet für männlich, da nicht der Größenunterschied das wesentliche ist, sondern das Vorhandensein eines „geschlechtlichen" Unterschiedes und da wir Formen kennen, bei denen die männlichen Gameten größer sind als die weiblichen.

Ehe wir der Schilderung der typischen merogamen Befruchtungsvorgänge uns zuwenden, wollen wir eine nur mit einfacher Zweiteilung verbundene Merogonie kennen lernen, die in verschiedener Hinsicht interessante Eigentümlichkeiten aufweist, die Befruchtung des Sonnen-

tierchens, *Actinophrys sol*, die neuerdings Bělař bis in alle Einzelheiten hinein verfolgt hat (Abb. 351). Bei Eintritt einer Befruchtungsepidemie, die man hier jederzeit experimentell auslösen kann, zieht das Sonnentierchen seine Pseudopodien ein, kugelt sich ab und umgibt sich mit einer Schleimhülle. Nun erfolgt eine Kernteilung und zwar eine normale vegetative Teilung mit der diploiden Chromosomenzahl 44, der sich sofort eine Zellteilung anschließt, so daß nun zwei Zellen in der Schleimschicht nebeneinander liegen (a—d). Diese Teilung ist die sogenannte progame Teilung, die, wie sich weiterhin zeigen wird, aus einem einzigen Zellindividuum je eine weibliche und eine männliche Zelle hervorgehen läßt. In jeder der so entstandenen Zellen trifft der Kern die Vorbereitungen zur ersten Reifeteilung, in deren Verlauf nun ein deutliches sog. Bukettstadium (d) erscheint, und es treten im weiteren Verlauf 22 Chromosomenpaare auf, also die haploide Zahl (e). Die beiden Kerne teilen sich dann durch die erste Reifungsteilung, die als Reduktionsteilung aufzufassen ist (f, g), und durch welche die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte, auf 22, herabgesetzt wird. Dadurch entstehen zwei Tochterkerne, deren einer verklumpt, in das Ektoplasma rückt und schließlich der Resorption anheimfällt (g). Er entspricht dem ersten Richtungs- oder Polkörper eines Metazoeneies. Der andere bläht sich auf, beginnt die zweite Reifungsteilung, durch die in gleicher Weise ein zweiter Richtungskörper gebildet wird, der in derselben Weise verklumpt und im Protoplasma resorbiert wird (h, i). Auf diese Weise sind nun zwei haploide Gameten entstanden, die aber Tochterzellen einer Mutterzelle darstellen. Die beiden Gameten sind zunächst morphologisch vollkommen gleich, also isogam. Bei der nun folgenden Verschmelzung bildet der eine jedoch Pseudopodien aus, die er gegen den anderen ausstreckt, und fließt nun mit Hilfe derselben in den anderen Gameten hinüber (j). Dadurch kennzeichnet sich dieser Gamet als männlicher gegenüber dem liegenbleibenden weiblichen. In der üblichen Weise verschmelzen nun die beiden Plasmakörper miteinander, dann folgt die Kernverschmelzung und die Zygote umgibt sich mit einer doppelten Hülle und wird zu einer Cyste (k, l).

Das Bemerkenswerte an dem eben geschilderten Befruchtungsvorgang ist, abgesehen von der überraschenden Übereinstimmung der feineren cytologischen Einzelheiten mit den Reduktionserscheinungen der höheren Tiere und Pflanzen (hierüber später in einem besonderen Kapitel Genaueres), der von dem bisher Beschriebenen abweichende Umstand, daß die kopulierenden Gamiten hier Geschwisterzellen sind. Es liegt hier also keine Amphimixis vor, bei der zwei getrennte Individualitäten zu einer neuen vereinigt werden, vielmehr spielt sich der Befruchtungsvorgang zwischen zwei ihrer Erbanlage nach völlig gleichartigen Zellen ab. Auf diese automiktischen Befruchtungsvorgänge werden wir noch weiterhin zu sprechen kommen. Als dritter bemerkenswerter Umstand ist hervorzuheben, daß hier bei einem Objekt, das lange Zeit unter den Protozoen geradezu als das Paradebeispiel der isogamen Befruchtung (ohne Geschlechtsdifferenzierung) galt, eine deutliche physiologische Geschlechtsverschiedenheit festgestellt wurde, und daß die Geschlechtstrennung an eine einfache vegetative Mitose, die progame Zellteilung, geknüpft ist.

Die typische Merogamie und die allmähliche Ausbildung der Oogamie wollen wir nun an zwei Beispielen, den Sporozoen und den Volvocales, genauer kennen lernen. Bei den Eugregarinen en-

cystieren sich zwei stark herangewachsene Individuen gemeinsam, und aus dem stark hypertrophischen Kern, der ein ähnliches Aussehen bietet, wie das Keimbläschen der tierischen Eier, entsteht, wie dort,

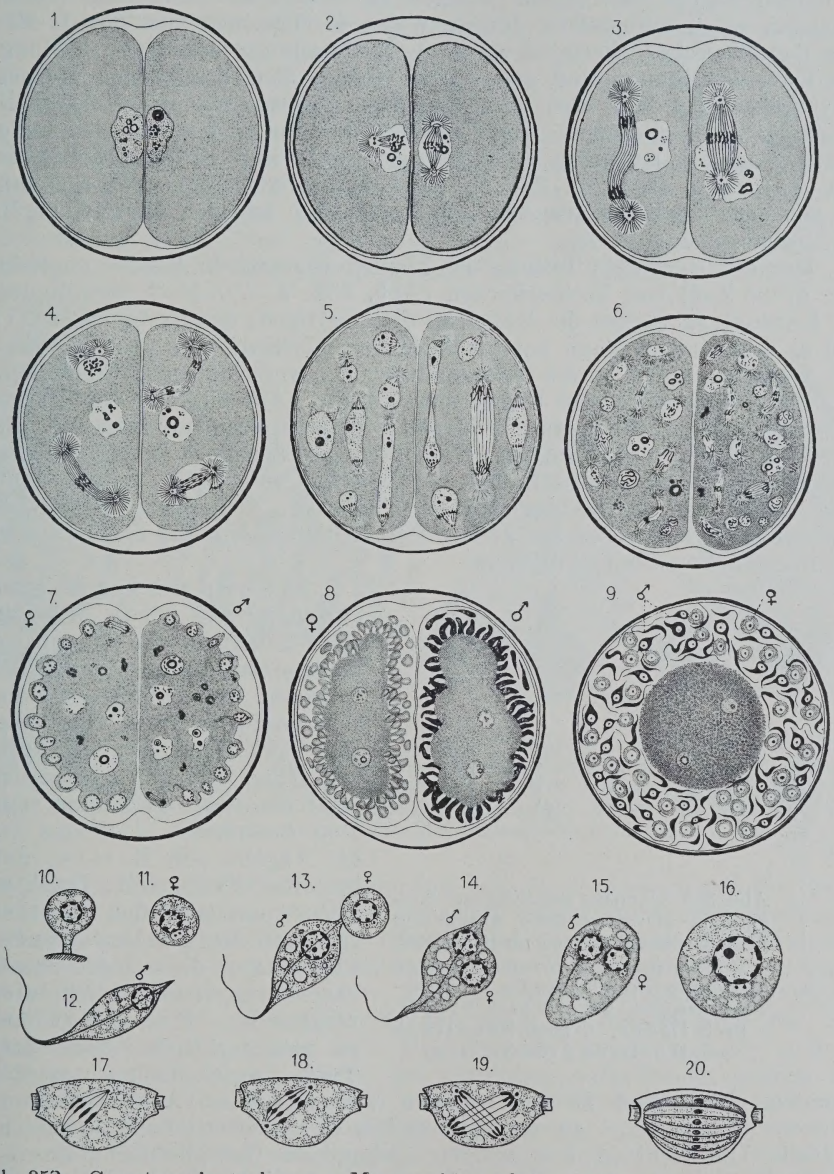


Abb. 352. Gametogonie (anisogame Merogamie) und Sporogonie von *Stylorryhnchus longicollis*. 1—8 Bildung der weiblichen (♀) und männlichen (♂) Gameten innerhalb der gemeinsamen Cyste; 9 fertige Gameten, in der Mitte Restkörper mit vegetativen Kernen; 10—12 Gameten; 13—16 deren Kopulation; 17—20 Sporogonie in der Zygote (Sporocyste). Nach Léger, etwas schematisiert, aus Tönniges.

eine kleine Spindel, während der Rest resorbiert wird (Abb. 352, 1—3). Diese Übereinstimmung darf jedoch nicht dazu verleiten,

die ersten Kernteilungen mit den Reifeteilungen des tierischen Eies in Parallele zu setzen. Die Reduktion findet nämlich an ganz anderer Stelle statt. Die Übereinstimmung bezieht sich nur darauf, daß in beiden Fällen nach einem starken Zell- und Kernwachstum Kernteilungen rasch aufeinander folgen, wobei die Chromosomen der 1. Mitose (bei tierischen Eiern ist es die 1. Reifeteilung, hier die 1. Teilung zur Gametenbildung) nur aus einem kleinen Teil des großen Kernes hervorgehen, der Rest aber nicht an ihrem Aufbau sowie dem des Teilungsapparates teilnimmt. Die Tatsache, daß die gleiche Erscheinnung auch bei agamen multiplen Teilungsvorgängen, wie z. B. der Schizogonie von *Aggregata* (s. Abb. 272 S. 326) vorkommt, zeigt deutlich, daß sie mit dem starken Kernwachstum, nicht aber mit den Reifeteilungen in Zusammenhang steht.

Durch fortgesetzte Teilung des kleinen vegetativen Kernes entsteht eine große Zahl von Tochterkernen (Abb. 352, 4—7). Nach Beendigung der Kernteilung rücken die Kerne an die Oberfläche des Protoplasmas (7) und es schnürt sich dann entsprechend der Kernzahl eine große Anzahl von Gameten ab (8); die Abkömmlinge der verschiedenen Elterzellen kopulieren paarweise und bilden eine Zygote (Abb. 352, 9—16). Auch bei scheinbarer morphologischer Isogamie verschmelzen nur Gameten, die von den beiden verschiedenen Gamonten abstammen. Innerhalb der aus dem Verschmelzungsprodukt gebildeten Cystozygote finden dann drei Kern- und Zellteilungen statt (17—20), von denen nach den neueren Untersuchungen mit großer Wahrscheinlichkeit die beiden ersten die Reduktionsteilung darstellen.

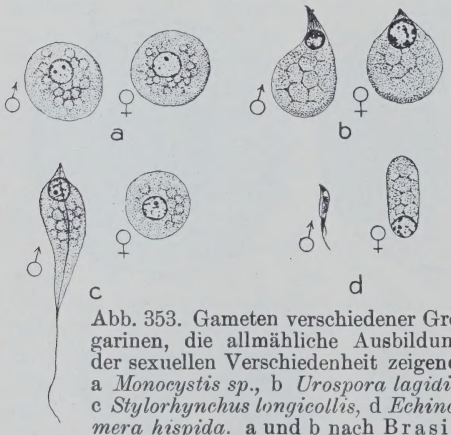


Abb. 353. Gameten verschiedener Gregarinen, die allmähliche Ausbildung der sexuellen Verschiedenheit zeigend. a *Monocystis sp.*, b *Urospora lagidis*, c *Stylorhynchus longicollis*, d *Echinomera hispida*. a und b nach Brasil, c nach Léger, d nach Schellack aus Hartmann-Schilling.

Es finden sich nun in dieser Ordnung, wie schon erwähnt, alle Übergänge von scheinbarer Isogamie bis zu ausgesprochener Oogamie. Im einfachsten Falle, bei *Monocystis*-Arten (Abb. 353a) sind beide Gameten gleich groß, nur scheint bei der einen Sorte der Kern etwas größer zu sein. Von besonderem Interesse ist die Angabe von Berlin, daß bei einer Form, deren Gameten nicht unterschieden werden konnten, die gametenbildenden Elternzellen, die sich gemeinsam encystieren, stets deutlich durch verschiedene Plasmaeinschlüsse als geschlechtlich verschiedene Tiere unterschieden werden konnten. Hier sind also bei Fehlen von primären Geschlechtsunterschieden der Gameten an den eigentlichen Geschlechtstieren (Gamonten) sexuelle Unterschiede festzustellen (sekundäre Geschlechtscharaktere). Deutlicher tritt der Unterschied der Gameten bei der Gattung *Urospora* zutage (Abb. 353b), indem bei annähernd gleicher Größe die Androgamete durch eine stärkere Ausbildung eines längeren achromatischen Fortsatzes ausgezeichnet ist. Bei *Stylorhynchus* (Abb. 353c) sind die Androgameten sogar größer als die Gynogameten aber wie ein tierisches Spermium mit einem geißelartigen Schwanz ausgestattet. Mit auffallendem Größenunterschied verbunden tritt uns die spermienartige Aus-

bildung der männlichen Gameten bei *Echinomera hispida* entgegen (Abb. 353 c). Die Androgamete besteht wie beim tierischen Spermium fast nur aus kompaktem Kern, Centrosom und Geißel und dringt durch eine vorgebildete Stelle, die Mikropyle, in die Gynogamete, das Ei, ein. Hier kann man schon direkt von einer Eibefruchtung sprechen.

Während aber bei den Gregarinen auch die Bildung der weiblichen Gameten mit einer, wenn auch im Gegensatz zum männlichen Geschlecht herabgesetzten Vermehrung verbunden ist, ist bei den verwandten Coccidien, die eine ähnliche Oogamie aufweisen, offenbar in der weiblichen Generation die Kern- und Zellteilung unterblieben und das gesamte Plasma- und Kernmaterial findet nur für eine einzige Gamete Verwendung, während im männlichen Geschlecht die Fortpflanzung beibehalten wird. Nur gelegentlich findet man hier noch eine Andeutung an eine frühere Fortpflanzung bei der Eibildung. So teilt sich

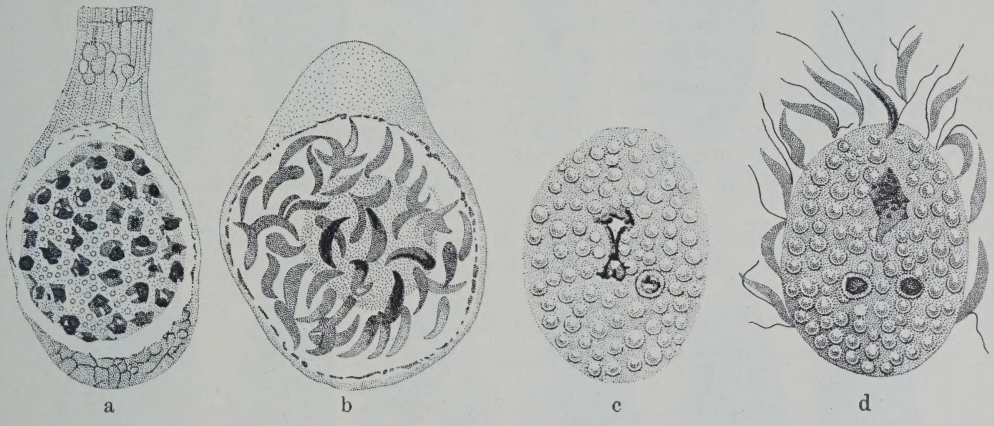


Abb. 354. Oogame Befruchtung von *Cyclospora caryolytica*. a erwachsener Mikrogametocyt; b Bildung der Mikrogameten; c abortive Kernteilungen im Makrogameten; d Befruchtung und Karyogamie, Eindringen mehrerer Mikrogameten (Polyspermie), von denen jedoch nur einer zur Befruchtung gelangt. Vergr. ca. 2000fach. Nach F. Schaudinn aus Hartmann-Schilling.

z. B. der Kern der Makrogametocyten von *Cyclospora caryolytica* zweimal und liefert neben dem Makrogameten- oder Eikern zwei zusammenschrumpfende, allmählich im Plasma der Resorption anheimfallende Kerne (Abb. 354 c, d). Die Übereinstimmung dieser beiden Kernteilungen mit der Reifeteilung tierischer Eier bei der gametischen Reduktion bei Protozoen ist so auffallend, daß man sie ursprünglich für Reduktionsteilungen gehalten hat. Nachdem aber neuerdings die richtige Zahlenreduktion in der Zygote der Coccidien aufgefunden worden ist, beschränkt sich die Ähnlichkeit nur auf den Umstand, daß in beiden Fällen eben rückgebildete Fortpflanzung vorliegt.

Die Befruchtung der Coccidien vollzieht sich wie beim tierischen Ei, indem das Spermium durch einen Empfängnishügel eindringt. Die beiden Kerne verschmelzen hierauf und es bildet sich sofort ein Synapsisstadium und die daran schließende erste Kernteilung der Zygote ist die Reduktionsteilung.

Auch bei den Volvocales und vermutlich den meisten übrigen Grünalgen findet sich zygotische Reduktion. Auch in dieser Gruppe treffen wir alle Übergänge von morphologischer Isogamie bis zu ex-

tremer Eibefruchtung. Bei *Chlorogonium*, eine der einfachsten Volvocalen, unterscheidet sich die geschlechtliche Fortpflanzung, die Gamogonie, von der ungeschlechtlichen dadurch, daß bei der letzten in der Regel nur zwei Kern- und Zellteilungen der Mutterzelle stattfinden, bei der Gametenbildung dagegen in der Regel vier, so daß meist 32 kleine Gameten zur Ausbildung gelangen (Abb. 355). Sämtliche Kerne, bei der agamen wie bei der gametischen Fortpflanzung zeigen die

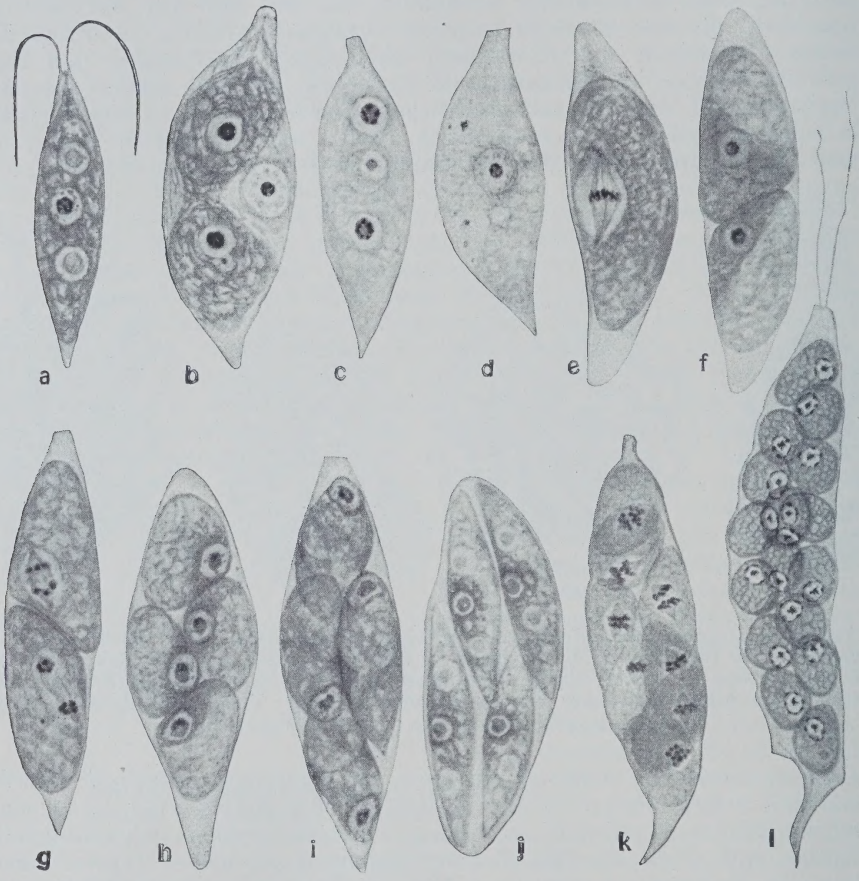


Abb. 355. *Chlorogonium elongatum* (Dangeard). a Vegetative Form, b—j 9 Stadien der agamen Fortpflanzung; b—d Auflösung der Pyrenoide; e 1. Mitose (10 Chromosomen); f—h Zwei- und Vierteilung; i, j Bildung der Basalkörner und der neuen Pyrenoide; k, l Endstadien der Gametenbildung; k 8-Zellenstadium mit Mitosen (10 Chromosomen); l 16-Zellenstadium. Vergr. 1950fach. Nach Hartmann.

haploide Chromosomenzahl 10. Die kopulierenden Gameten, die auf diese Weise zustande kommen, sind morphologisch völlig gleich (Abb. 356). Physiologisch sind sie dagegen verschieden. Denn es müssen, damit eine Kopulation überhaupt stattfinden kann, die kopulierenden Gameten nicht nur von verschiedenen Eltergamonten abstammen, sondern von verschiedenen Descendenten der Reduktionsteilung. Denn die Geschlechtstrennung ist hier, wie neuerdings zuerst Schreiber an *Go-*

nium, Schulze (uned.) an *Chlorogonium* nachgewiesen haben, direkt an die Reduktionsteilung geknüpft. Es entstehen bei der Zygotenkeimung (Reduktionsteilung) je 2 weibliche (+) und 2 männliche (—) Keimlinge, deren geschlechtliche Konstitution bei allen von ihnen durch agame Teilung abstammenden Individuen erhalten bleibt. Es liegt also eine sog. genotypische, an die Reduktionsteilung gebundene Geschlechtstrennung vor, im Gegensatz zu der oben beschriebenen bei *Actinophrys sol*, die im Gefolge einer vegetativen Äquationsteilung sich ausbildet und daher als phänotypische bezeichnet wird.

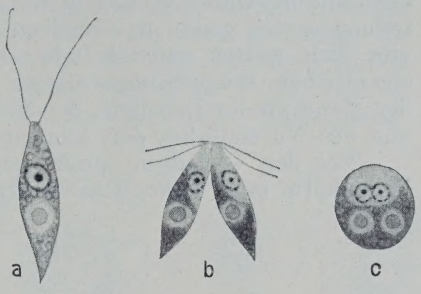


Abb. 356. *Chlorogonium elongatum* (Dangeard). a freier Gamet. Vergr. 1950fach. b Kopulation der Isogameten. c Zygote. Nach Dangeard u. Hartmann aus Hartmann.

Die Endglieder der Reihe der Volvocales, die Gattungen *Eudorina* und *Volvox*, zeigen wie die Endglieder der Sporozoenreihe ausgesprochene Oogamie. Dieselbe kommt (wie bei den Coccidien) zustande, indem bei den weiblichen Gametocyten jede Zell- und Kernteilung unterbleibt, während bei den männlichen die Zahl der Teilungsakte noch eine Erhöhung erfährt. Die männlichen Gameten erfahren dadurch noch eine Verkleinerung an Zellmasse und werden ausgesprochen spermienähnlich (Abb. 357).

γ) Oogamie der Pflanzen.

An die Oogamie von *Volvox* schließt sich die Eibefruchtung der höheren Algen und Pilze sowie der Cormophyten (Moose, Farne und Blütenpflanzen) direkt an. Die Unterschiede in der Befruchtung der einzelnen Gruppen beziehen sich nur auf den verschiedenen Ort, an dem die Reduktionsteilung sich vollzieht; dazu kommt noch für die Blütenpflanzen (und manche Thallophyten) der Wegfall der Geißeln bei den Spermatien (Pollenkernen). Höhere Braunalgen (z. B. *Dictyota* s. Abb. 300 S. 354) sowie Moose und Farne zeigen intermediäre Reduktion und damit einen antithetischen Generationswechsel in typischer Weise. Es sei auf die früher gegebene Darstellung mit Abbildungen ver-

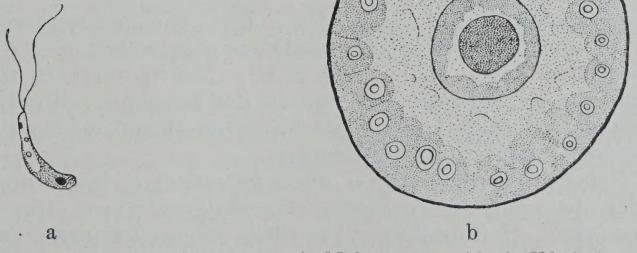


Abb. 357. *Volvox globator*. a Mikrogamet, b Makrogamet. Nach Klein aus Wilson.

wiesen (s. S. 354). Die haploide Generation, der Gametophyt der Blütenpflanzen ist stark zurückgebildet. Abgesehen von der eingeschalteten, kleinen Haploidgeneration, vollziehen sich hier die Befruchtungsvorgänge in derselben Weise wie die Eibefruchtung der Tiere.

Auf die Ausbildung dieser haploiden Generation, des Gametophyten, wollen wir an dieser Stelle nicht näher eingehen (s. oben bei Generationswechsel S. 357 u. f.) und nur betonen, daß die Reduktionsteilungen sich genau in derselben Weise vollziehen, und dabei eine oder vier sich weiter entwickelnde haploide Zellen gebildet werden. Den eigentlichen Befruchtungsvorgang der höheren Pflanzen wollen wir an der Hand zweier Beispiele, der Befruchtung einer gymnospermen Pflanze und des Normalfalles der Angiospermen kennen lernen.

Bei den Cycadeen unter den Gymnospermen werden von jedem Pollenkorn zwei bewegliche Spermien gebildet, die mit einem Geißel-

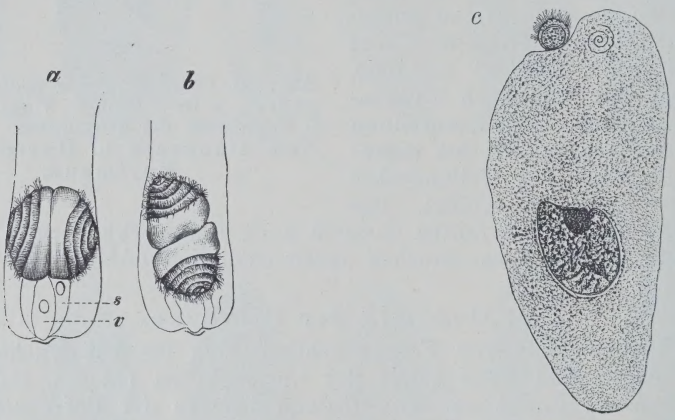


Abb. 358. Spermatozoidenbildung und Befruchtung bei *Zamia floridana*. a, b Pollenschläuche mit vegetativer Prothalliumzelle (*v*), Stielzelle (*s*) und den beiden Spermatozoiden; a vor Beginn, b nach Beginn der Cilienbewegung. c befruchtete Eizelle. Der Spermakern wird in einer grubigen Vertiefung des größeren Eikerns aufgenommen. Das abgeworfene Spiralband liegt im Plasma der Spitze des Eies. Das zweite Spermatozoid an der Oberfläche der Eizelle. Nach Webber aus Ernst.

band ausgestattet sind (Abb. 358 a, b). Sie schwimmen auf das reife Ei zu und dringen in das Eiplasma ein, wobei das Geißelband an der Eioberfläche liegen bleibt (Abb. 358 c). Der Spermakern rückt auf den Eikern zu und verschmilzt mit ihm in der bekannten Weise. Die Übereinstimmung mit der früher geschilderten Eibefruchtung (Protozoen und Metazoen) liegt hier klar zutage.

Im Prinzip dasselbe, wenn auch in mancher Hinsicht abgeändert, spielt sich bei der Befruchtung der Angiospermen ab. Durch die bekannten zwei Reifeteilungen werden die männlichen Pollenmutterzellen zunächst in vier haploide Pollenzellen (Gonen) aufgeteilt. Die einzelnen Pollenkörner teilen sich dann weiterhin in eine vegetative Zelle (Schlauchzelle oder Schlauchkern) und eine generative (Abb. 359 b), welch letztere sich durch eine nochmalige Teilung in zwei Sexualzellen, resp. Spermakerne zerlegt (Abb. 36 a, b und Abb. 362, 1). Die drei Zellen oder Kerne bilden die hier stark rückgebildete haploide Generation, den männlichen Gametophyten.

Im weiblichen Geschlecht vollzieht sich die Entwicklung des sog. Embryosacks, der die befruchtungsfähige Eizelle enthält, in der Weise, daß die Embryosackmutterzelle sich unter Reduktion der Chromosomen in vier Zellen (Gonen) aufteilt (Abb. 360). Während drei nicht generativ sind (Ausnahmen kommen hier vor), wächst eine heran und bildet die Anlage des Embryosacks (Abb. 360, 6). Die große Zelle wird aber nicht, wie beim tierischen Befruchtungsvorgang, direkt zum befruchtungsfähigen Ei, sondern der Kern teilt sich noch mehrmals, im Normalfalle dreimal (haploider Gametophyt). Die dadurch entstehenden acht Kerne haben folgendes Schicksal. Zwei rücken als Polkerne in die Mitte und verschmelzen später zu den sekundären Embryosack-

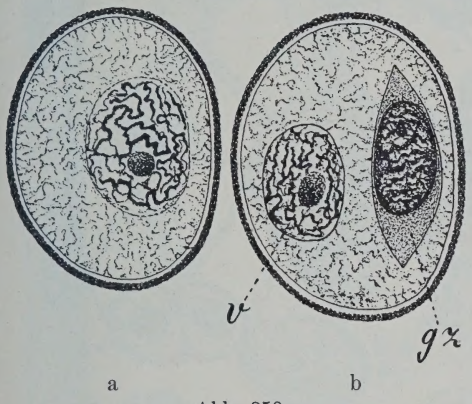


Abb. 359.

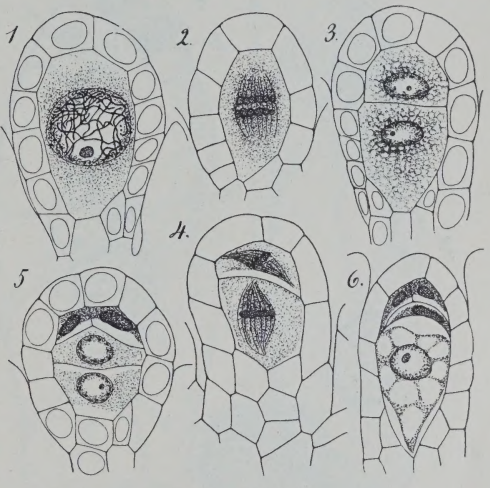


Abb. 360.

Abb. 359. Bildung der generativen Zelle und der Spermakerne im Pollenkorn. a und b Pollenkörner von *Lilium martagon* vor und nach der Bildung der generativen Zelle. *v* Kern der vegetativen Zelle, *gz* generative Zelle. Nach Guignard, Ernst und Merell aus Ernst.

Abb. 360. Junge Samenanlagen von *Burmannia* mit Stadien der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle. 1 Nucellus mit großer Embryosackmutterzelle und epidermaler Zellschicht. 2—5 Verlauf der beiden Kern- und Zellteilungen. 6 Verdrängung der drei oberen Tetradenzellen durch die zum Embryosack auswachsende unterste Zelle. Nach Ernst u. Bernard aus Ernst.

kernen oder Endospermkernen (*p*) (Abb. 361, 1). Die übrigen verteilen sich zu je drei an die beiden Pole und es wird eine Protoplasmazone samt einer Membran um sie abgegrenzt. Von der am mikropylen Pol liegenden Zelle wird eine zur Eizelle (*e*), die beiden übrigen zu den zwei Synergiden (*s*), Hilfszellen, die bei der Befruchtung durch ihre chemotropische Beeinflussung eine Rolle spielen. Die drei an dem anderen Pol gelegenen Zellen liefern die sog. Antipoden (*a*). Bei anderen Pflanzenfamilien ist die haploide Generation entweder größer oder noch kleiner, d. h. die reduzierten Zellen, von denen die Anlage des Embryos ausgeht, teilen sich mehr oder weniger als dreimal. Der hier geschilderte Fall (*Lilium*) gilt als Normalfall.

Bei der Befruchtung wächst das Pollenkorn zu dem Pollenschlauch aus (Abb. 362) und die beiden Spermakerne dringen aktiv in den

Embryosack ein. Sie weisen dabei vielfach eine sehr kompakte, schraubenförmig gedrehte Form auf (Abb. 361, 2). Einer von ihnen dringt in die Eizelle und verschmilzt mit dem Eikern, der zweite wandert auf die Polkerne zu und vereinigt sich mit ihnen. Es findet also, wie Nawaschin zuerst festgestellt hat, eine doppelte Befruchtung statt. Doch entsteht der neue Embryo nur aus dem sich entwickelnden befruchteten Eikern, während das Verschmelzungsprodukt des zweiten Spermakerns mit dem Polkern die Ausbildung des Endosperms zur Folge hat.

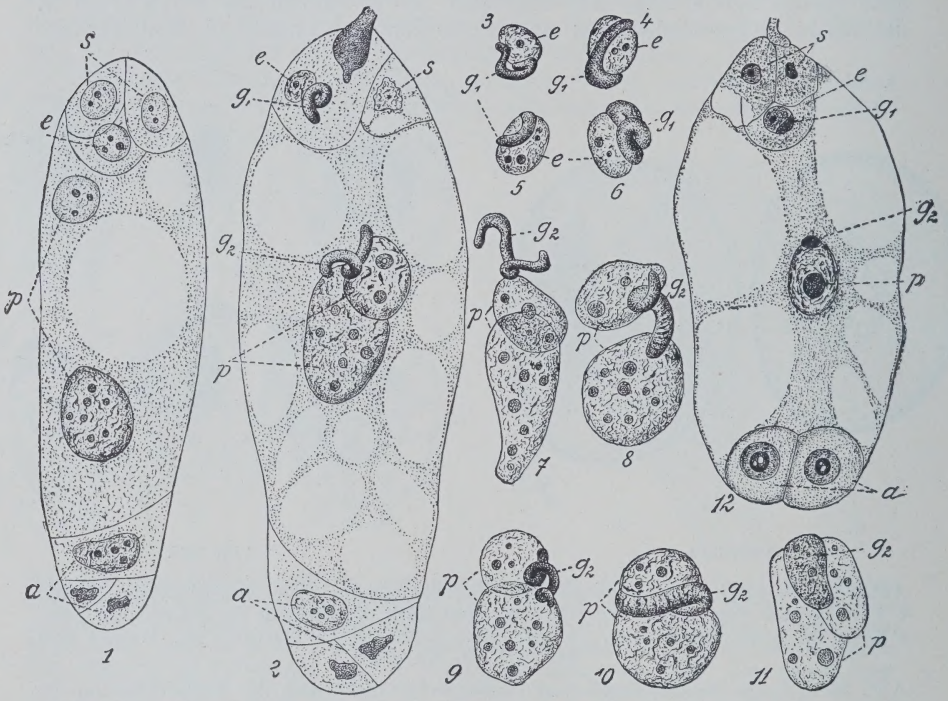


Abb. 361. Befruchtungsvorgang bei *Lilium martagon* (1—11) und bei *Ranunculus cymbalaria* (12). 1 Embryosack vor der Befruchtung. 2 Moment der Befruchtung: der eine der beiden generativen Kerne (g_1) verbindet sich mit dem Eikerne *e*, der zweite (g_2) mit den beiden Polkernen *p*. 3—6 Verschiedene Stadien der Verschmelzung des Eikerns mit dem generativen Kern g_1. 7—11 Verschiedene Stadien der Verschmelzung des generativen Kerns g_2 mit den Polkernen *p*. 12 Embryosack im Momente der Befruchtung. In allen Figuren bedeutet: *s* Synergiden, *a* Antipoden, *e* Eikern, *p* Polkern. Vergr. 400fach. Nach Guignard aus R. v. Wettstein.

2. Gametangienkopulation.

Eine von der Kopulation stark abweichende Art der Befruchtung treffen wir bei gewissen Pilzgruppen (Zygomyceten und Ascomyceten). Hier verschmelzen nämlich nicht einkernige, monoenergide Gameten, sondern die gametenbildenden Elterzellen, die Gametocyten oder Gamonten, die bei diesen Gruppen meist Gametangien genannt werden. Daher der Name Gametangienkopulation. Auch hier gibt es isogame und anisogame Formen, indem bei den letzten deutlich die Gametangien als männliche (Antheridium) und weib-

liche (Ascogon) unterschieden sind, während die ersten eine völlig gleiche morphologische Ausbildung aufweisen.

Isogame Gametangienkopulation findet sich bei den Mucoryneen (Abb. 363). Es vereinigen sich zwei morphologisch gleiche, aber physiologisch konstitutionell als männlich und weiblich (+ und —) geschiedene, vielkernige Gametangienzellen und bilden eine vielkernige Zygote, in der die Gametangienkerne paarweise miteinander verschmelzen

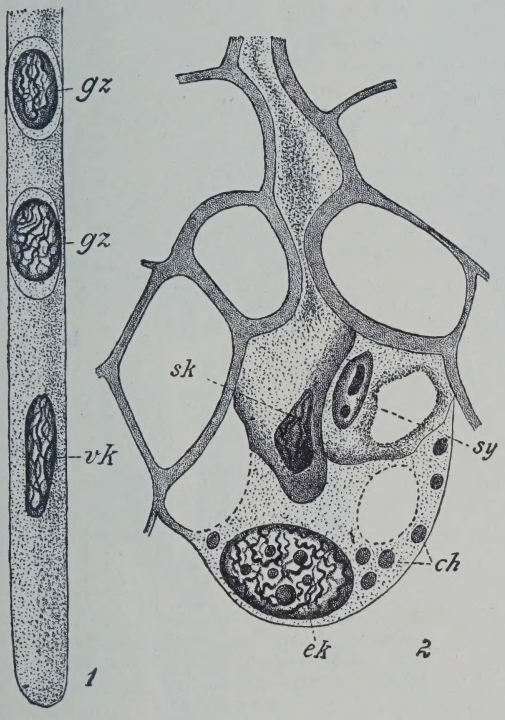


Abb. 362.

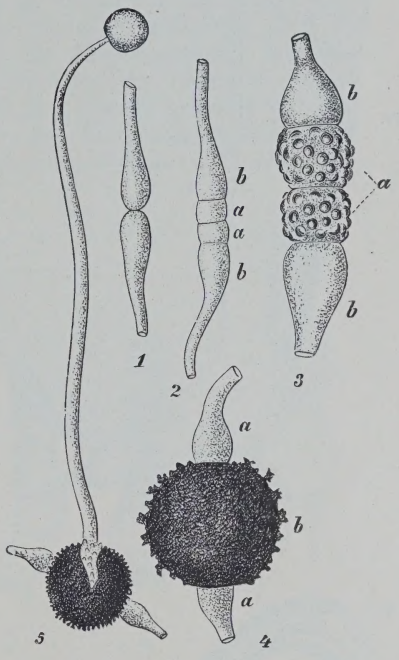


Abb. 363.

Abb. 362. Pollenschlauchende von *Lilium martagon*. 1 Ende des wachsenden Pollenschlauches; *vk* vegetativer Kern, *gz* generative Kerne. 2 Der Pollenschlauch in die Eizelle eindringend; *sk* einer der generativen Kerne, *ek* Eikern, *sy* Synergidenkern, *ch* Chromatophoren. Sehr stark vergrößert. Nach Guignard aus R. v. Wettstein.

Abb. 363. Zygosporenbildung von *Mucor mucedo*. 1 Conjugationsäste. 2 Abgrenzung der Gametangien (*a*) von den Suspensoren (*b*). 3 Weiteres Stadium; die Warzen der Membran beginnen ihre Bildung. 4 Reife Zygospore *b* zwischen den Suspensoren *a*. 5 Keimung der Zygospore; Hyphe mit einem Sporangium. 1—4 Vergr. 225fach; 5 Vergr. ca. 60fach. Nach Brefeld aus Strasburger.

resp. sich wie bei *Amoeba diploidea* aneinander legen (Moreau) (Abb. 363). Die gametangienbildenden Mycelien sind haploid. Bei der Zygotenkeimung entsteht nun nach den Untersuchungen von Burgeff an *Phycomyces* ein diploides „Urmycel", das aber keine diploiden Kerne, sondern sog. Dikarien oder konjugierte Kerne besitzt, die durch gleichzeitige konjugierte Kernteilungen sich vermehren (s. Abb. 365 von *Pyronema*). Bei der Sporenbildung des Urmycels findet erst die Kernverschmelzung und daran anschließend die Reduktionsteilung statt (Abb. 363, 5). Auch hier ist wie bei *Gonium* mit der Reduktionsteilung

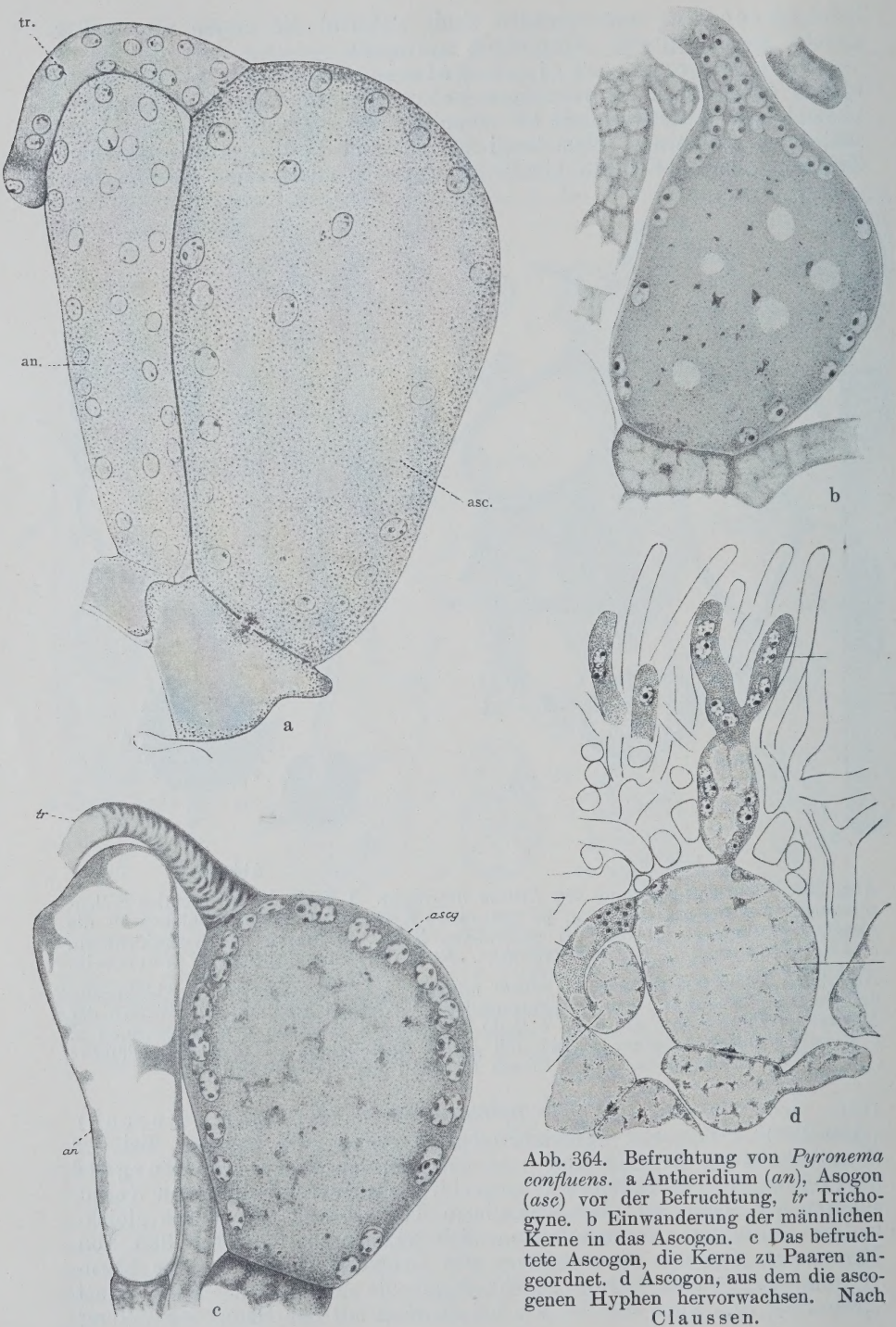


Abb. 364. Befruchtung von *Pyronema confluens*. a Antheridium (*an*), Asogon (*asc*) vor der Befruchtung, *tr* Trichogyne. b Einwanderung der männlichen Kerne in das Ascogon. c Das befruchtete Ascogon, die Kerne zu Paaren angeordnet. d Ascogon, aus dem die ascogenen Hyphen hervorwachsen. Nach Claussen.

eine genotypische Geschlechtstrennung verbunden; aus den Sporen des Urmycels werden entweder + oder — haploide Mycelien gebildet (Blakeslee, Burgeff). Wir haben also in unserem Falle weder gametische noch zygotische Reduktion, sondern eine intermediäre oder Sporenreduktion (Wilson), die an eine agame Fortpflanzung gebunden ist und wodurch der Fortpflanzungszyklus zwischen zwei Befruchtungsvorgängen in zwei Phasen zerlegt wird, eine diploide Generation (Sporophyt) und eine haploide (Gametophyt).

Da bei der Gametangienkopulation nicht nur 2 Kerne verschmelzen, sondern gleichzeitig viele Kernpaare entstehen, so liegt in ihr eine Vielfachbefruchtung vor. Dieselbe kommt dadurch zustande, daß in den vielkernigen Gamonten (Gametangien) die Kernteilungen wie bei normaler Gametenbildung erfolgen, die Zellteilungen dagegen unterbleiben, so daß mehrere Kopulationskerne in der Zygote gebildet werden. Selbstverständlich ist auch phylogenetisch die Gametangienkopulation von einfacher Merogamie, wie sie bei verwandten Pilzen (z. B. *Monoblepharis)* sich noch heute findet, abzuleiten.

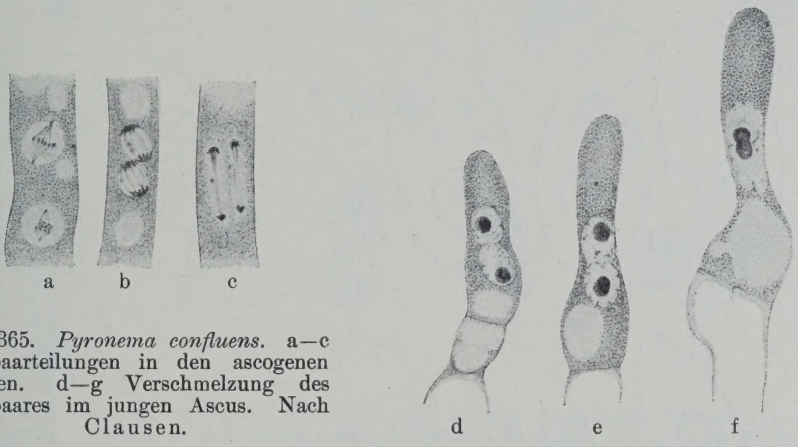


Abb. 365. *Pyronema confluens.* a—c Kernpaarteilungen in den ascogenen Hyphen. d—g Verschmelzung des Kernpaares im jungen Ascus. Nach Clausen.

Prinzipiell das Gleiche finden wir bei den Ascomyceten, bei denen Harper und Claussen diese Verhältnisse im Zusammenhang aufgedeckt haben. Hier gelangen deutlich männliche Antheridien und weibliche Ascogone zur Ausbildung (Abb. 364). An dem Ascogon sitzt noch eine schlauchartige mehrkernige Zelle, die Trichogyne, die als Empfängnisorgan bei der Befruchtung dient (Abb. 364 *tr*). Die Befruchtung vollzieht sich in der Weise, daß die Kerne des männlichen Antheridiums durch die sog. Trichogyne in das Ascogon hinüberwandern (b), nachdem zuvor die Kerne der Trichogyne degeneriert sind. In dem Oogon findet nun nicht, wie Harper ursprünglich angegeben hat, eine paarweise völlige Verschmelzung je zweier Kerne statt, sondern die männlichen und weiblichen Kerne legen sich nur eng paarweise zusammen (c). Aus dem Ascogon wachsen dann ascogene Hyphen hervor, in welche die unverschmolzenen Kernpaare einwandern und durch konjugierte Kernteilungen sich weiter vermehren (Abb. 364 d und 365). Die diploide Generation oder Diplophase sitzt also hier direkt auf dem Ascogon auf. Erst in den Endzellen der ascogenen Hyphen verschmelzen die beiden Abkömmlinge der Gametenkerne (Abb. 365 f.), darauf folgt sofort eine

Reduktionsteilung, und die dabei entstehenden Kerne finden bei der Bildung der Ascosporen Verwendung.

3. Konjugation.

Die Erscheinungen der Merogamie und Gametangienkopulation ermöglichen es uns erst, den Befruchtungsvorgang der Infusorien richtig zu

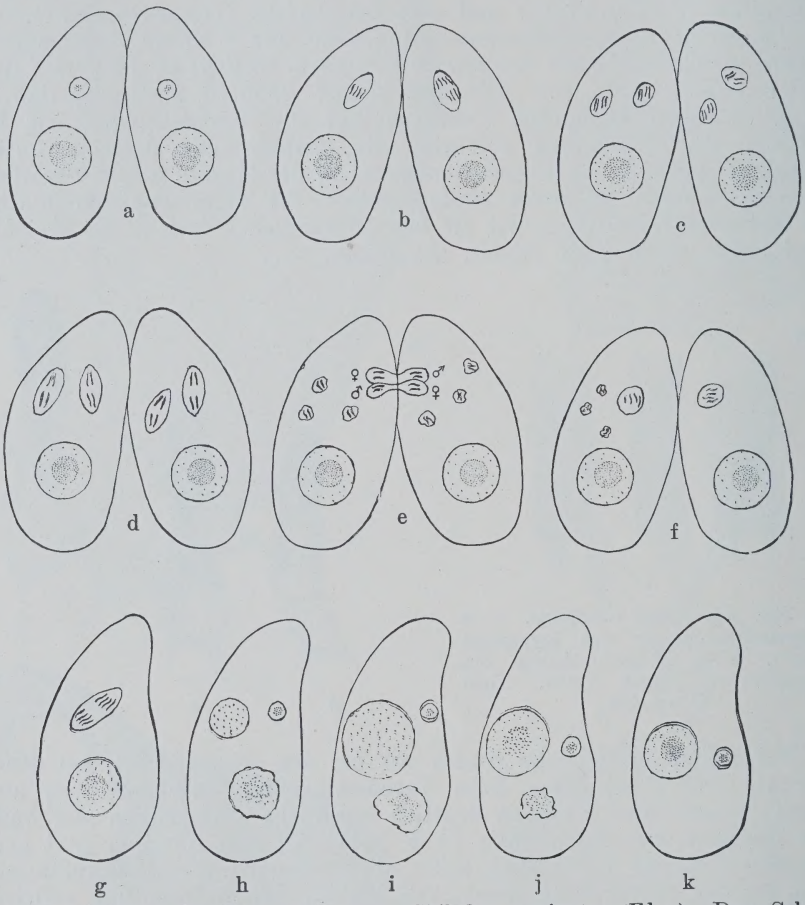


Abb. 361. Schema der Konjugation von *Chilodon uncinatus* (Ehr.). Dem Schema sind die Untersuchungen von Enriques zugrunde gelegt. a Aneinanderlagerung der Konjuganten, b und c erste Reifungsteilung (Äquationsteilung, vier Chromosomen), d zweite Reifeteilung (Reduktion zwei Chromosomen), e dritte Micronukleusteilung und Austausch der Kerne, f Karyogamie, g—k Bildung des neuen Makronukleus. Aus Hartmann.

deuten. Er war als erster Befruchtungsvorgang von Protozoen genauer bekannt geworden (Bütschli, Maupas, R. Hertwig) und wurde bis in die neueste Zeit meist als einziges Beispiel der Protozoenbefruchtung, ja geradezu als ihr Paradigma immer wieder beschrieben, obwohl er eine abgeleitete und schwer verständliche Form darstellt. Bei der Konjugation der Infusorien legen sich zwei Individuen aneinander und verschmelzen meist zeitweilig an der Mundöffnung. Da-

bei werden in der Regel die hier befindlichen Organellen rückgebildet, eingeschmolzen. In einigen Fällen bleibt aber der Zellmund völlig erhalten, ja es kommt gelegentlich überhaupt nicht zu einer eigentlichen Verschmelzung (*Ophryoscolex*). Die Infusorien sind nun gegenüber den anderen Protozoen dadurch ausgezeichnet, daß sie zwei verschiedene Kernsorten besitzen, den oder die somatischen Makronuklei und den oder die generativen Mikronuklei oder Geschlechtskerne.

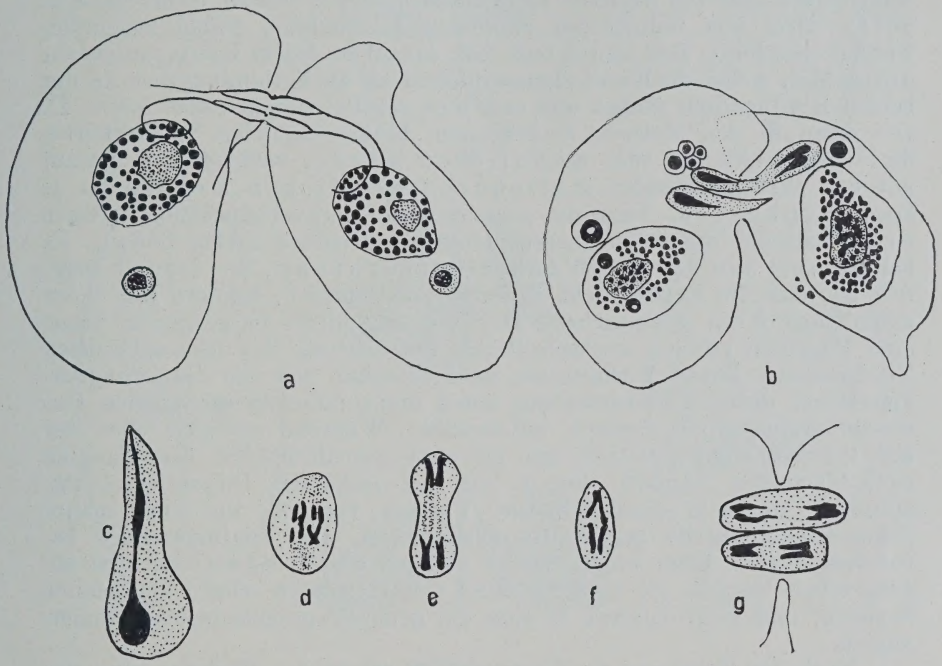


Abb. 367. *Chilodon uncinatus* (Ehr). a und b Zwei Konjugationsstadien von der Bauchseite. a Seitliche erste Aneinanderlagerung der ungleichen Konjuganten, Drehung des Schlundapparates des linken (in der Abbildung rechten) kleineren Konjuganten nach rechts. b Späteres Konjugationsstadium im Moment des Kernaustausches, im linken (in der Abbildung rechten) kleineren Konjuganten bereits Karyogamie, im rechten oben die 4 degenerierenden Mikronuklei und über dem Makronukleus ein Chromatinbrocken. c Mikronukleus von der ersten Reifeteilung (Synapsis). d Erste Reifeteilung des Mikronukleus, frühe Anaphase, Auseinanderweichen der vier geteilten Chromosomen. e Desgl. späte Anaphase, je zwei Chromosomen verschmelzen zu Dyaden. f Dritte Mikronukleusteilung (Anaphase, 2 Chromosomen). g Die zwei Mikronukleusspindeln (Anaphase, zwei Tochterchromosomen parallel an der Verschmelzungsstelle der Konjuganten, Austausch der Wanderkerne. Vergr. a und b ca. 1500fach, c—g ca. 2000fach. Nach Enriques aus Hartmann.

Wir schildern hier der Einfachheit halber ein Beispiel, bei dem nur ein Makro- und ein Mikronukles vorhanden ist, nämlich *Chilodon uncinatus* nach den Untersuchungen von Enriques. Es konjugieren stets zwei verschieden große Individuen, wobei der rechte Konjugant immer der größere ist (Abb. 367). Der Mikronukleus führt nun **drei** rasch aufeinanderfolgende Kernteilungen durch (Abb. 366). Die beiden ersten sind die Reife- oder Reduktionsteilungen, die dritte ist die sog. sexuelle Teilung, die zur Bildung eines männlichen Wander- und eines weiblichen stationären Kerns führt (Abb. 366e)

Der ersten Reifeteilung geht eine für dieses Stadium charakteristische Längsstreckung mit asymmetrischer Zuspitzung des Kernes voraus, das sog. Sichelstadium (Abb. 367 c). Bei der 1. Reifeteilung werden die vier Chromosomen halbiert, von den vier Tochterchromosomen vereinigen sich aber in den letzten Teilungsstadien wieder je zwei zu zwei Dyaden (Abb. 367 e). Die 2. Teilung ist danach die eigentliche Reduktionsteilung, in der die Dyaden aufgeteilt werden, so daß jeder der vier Mikronuklei nur die haploide Chromosomenzahl 2 enthält (Abb. 366 d u. 367 f). Drei von reduzierten haploiden Mikronuklei gehen zugrunde, werden resorbiert. Der vierte teilt sich darauf in jedem Konjuganten ein drittes Mal, wobei die Kernteilungsspindeln an die Verbindungsbrücke der beiden Konjuganten rücken und sich hier parallel stellen (Abb. 366 e, f). Die dabei in den anderen Konjuganten hinüberragenden Tochterkerne, die Wanderkerne oder männlichen Kerne, verschmelzen hierauf mit den zurückbleibenden stationären weiblichen Kernen zu je einem Synkaryon. Nach der gegenseitigen Kernverschmelzung trennen sich wiederum die jetzt „befruchteten" Individuen (Abb. 366 g). Es handelt sich also um eine Wechselbefruchtung, die dadurch möglich ist, daß die Zellen nicht dauernd verschmelzen, sondern nur ihren männlichen Kern austauschen. Der Vorgang bildet in gewissem Sinne eine Parallele zu der wechselseitigen Befruchtung der hermaphroditen Trematoden. Diese Verhältnisse sind offenbar wie die Gametangienkopulation durch Unterdrückung einer ursprünglichen merogamen Gametenbildung phylogenetisch entstanden. Während es sich aber bei der Gametangienkopulation um getrennt-geschlechtliche Gametangien oder Gamonten handelt, liegen bei den isogamen Infusorien hermaphrodite gemischt-geschlechtliche Formen vor, die nur ihre männlichen Gametenkerne gegenseitig austauschen. Die konjugierenden Infusorien dürfen daher nicht, wie es vielfach geschieht, als Gameten angesprochen werden, sie sind vielmehr den Gamonten oder Gametangien homolog, und zwar handelt es sich um gemischt-geschlechtliche Gametangien.

Nach der Trennung der Gametangien erfolgt bei *Chilodon* eine einmalige Teilung des Synkaryons (Abb. 366 g, h), und von den beiden Tochterkenen bleibt der eine der dauernde Mikronukleus, der andere wächst heran und wird zum neuen Makronukleus (Abb. 366 h—k). Hand in Hand mit der Ausbildung des neuen Makronukleus geht die Auflösung des bis zur Exkonjugation normalen alten Makronukleus.

Die Konjugation von *Paramaecium caudatum* (Abb. 368 u. 369) vollzieht sich in derselben Weise. Nur die Vorgänge in den Exkonjuganten, die zur Bildung des neuen Makro- und Mikronukleus führen, sind wie bei fast allen übrigen Ciliaten komplizierter. Der Zerfall des alten Makronukleus in runde Brocken, die erst allmählich (bis nach der 2. Teilung) resorbiert werden, beginnt auch hier in den Exkonjuganten. Das Synkaryon teilt sich dagegen nicht wie bei *Chilodon* einmal, sondern dreimal hintereinander und es entstehen auf diese Weise 8 Mikronuclei (Abb. 368 H—J). Von diesen entwickeln sich vier zu neuen Makronukleusanlagen, drei gehen zugrunde und einer bleibt als dauernder Mikronukleus erhalten (Abb. 368 K). Bei der nächsten Zellteilung teilt sich der neue Mikronukleus, und seine Tochterkerne kommen mit zwei der nun schon neu gebildeten Makronukleusanlagen in die Tochtertiere. Auch bei der 2. Zellteilung der Exkonjuganten findet noch keine Teilung der Makronuklei statt, sondern

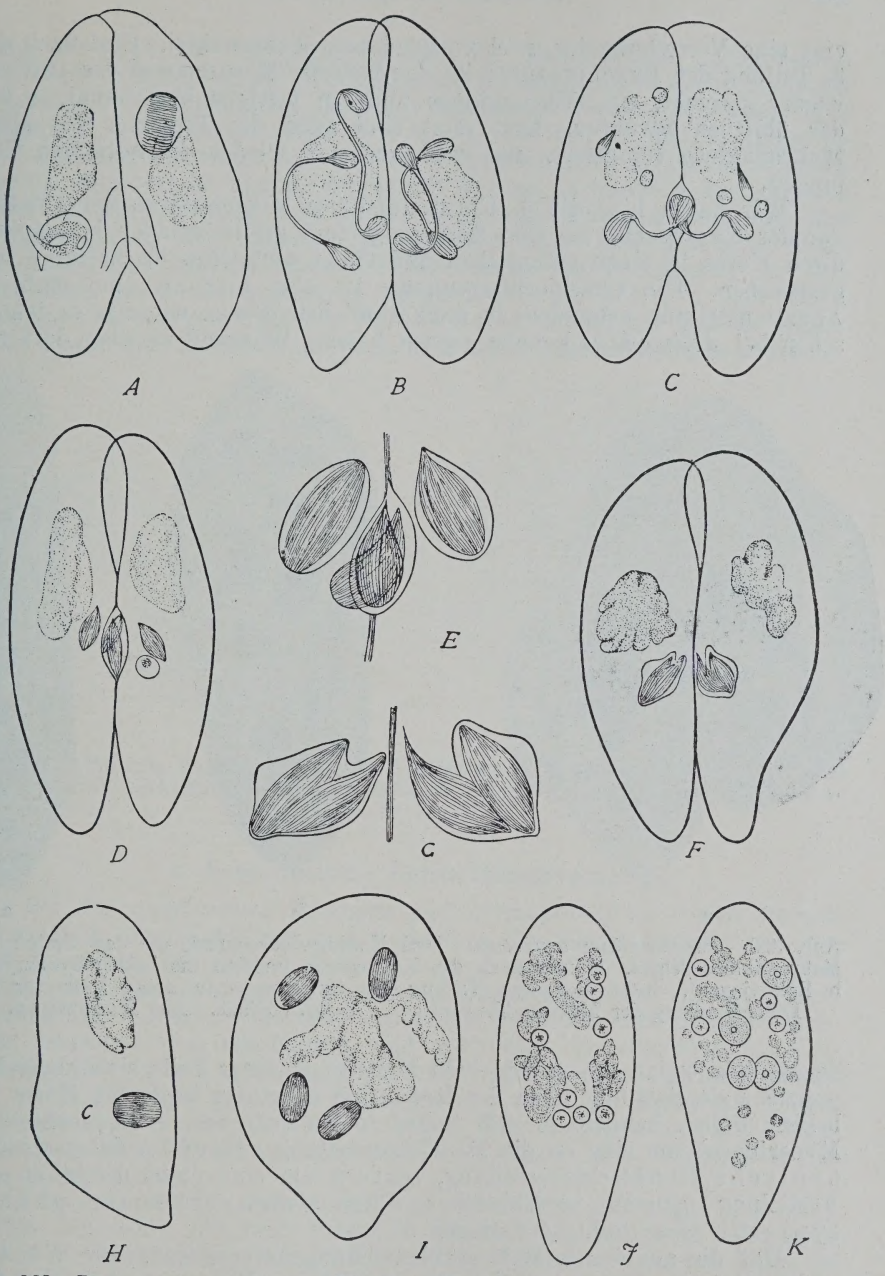


Abb. 368. *Paramaecium caudatum* (Ehrbg.). Konjugation, halbschematisch. A Mikronuklei vor der ersten Teilung, links Sichelstadium, rechts Spindel der 1. Reifeteilung. B Zweite Teilung. C Dritte Teilung, Beginn des Austausches, drei zugrunde gehende Reduktionskerne in jedem Konjuganten. D Überwandern der männlichen Wanderkerne. E Dasselbe stärker vergrößert. F Karyogamie. G Desgl. stärker vergrößert. H Exkonjugant, Synkaryon (Frischkern), erste Teilung. I Vier neue Mikronuklei in Teilung, Zerbröckelung des alten Makronukleus weiter vorgeschritten. K Vier von den acht Mikronuklei zu neuen Makronukleusanlagen umgewandelt. A—C nach R. Hertwig, D—K nach Maupas aus Hartmann.

erst eine Verteilung der zwei vorhandenen Makronuklei. Erst nach der 3. Teilung der Exkonjuganten ist der normale Kernzustand des Infusors wieder erreicht, ein Mikronukleus und ein fertiger Makronukleus von der üblichen Struktur. Erst jetzt sind auch die Trümmer des alten Makronukleus resorbiert, und es folgen nun wieder die normalen Teilungen.

Wir haben hier die 3. Kernteilung des Mikronukleus der Ciliaten vor der Karyogamie als eine Zerlegung eines gewissermaßen hermaphroditen Kerns in einen männlichen und einen weiblichen Tochterkern angesprochen. Die Geschlechtstrennung ist also hier an eine einfache Äquationsteilung gebunden, in ganz ähnlicher Weise, wie wir es früher schon bei *Actinophrys* kennen gelernt haben. Während sie aber dort vor

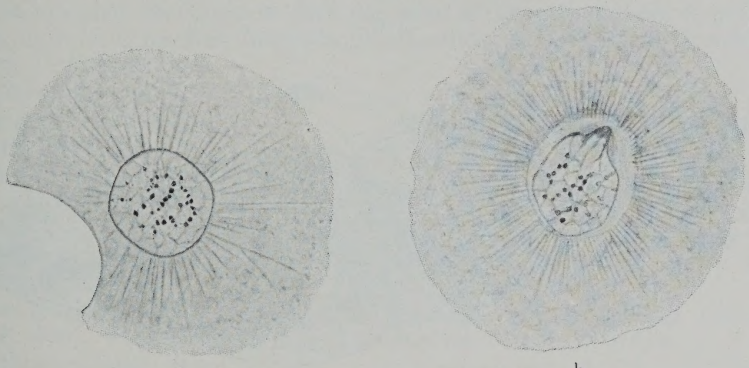
a b c

Abb. 369. *Paramaecium caudatum*. Drei Konjugationsstadien, die den Zerfall des Makronukleus zeigen. a kurz nach der Karyogamie (median die beiden Synkaryen), b Exkonjugant, dritte metagame Teilung des Synkaryons, c desgl. kurz vor der Differenzierung der Makronukleusanlagen. Vergr. 650fach. Aus Hartmann.

der Reduktion an einem diploiden Kern resp. einer Zelle sich abspielte, vollzieht sie sich hier nach der Reduktion an einem haploiden Kern. In beiden Fällen handelt es sich jedoch nicht (wie bei *Gonium* und den Mucorineen) um eine an die Reduktionsteilung geknüpfte, daher genotypische Geschlechtsverteilung, sondern um eine nicht direkt an die Verteilung ganzer verschiedener Chromosomen geknüpfte phänotypische Geschlechtsbestimmung.

Daß die aus der 3. Mikronukleusteilung hervorgegangenen Wander- und stationären Kerne wirklich von sexueller Verschiedenheit sind, ist vielfach bestritten worden, doch kann an der Natur des Wanderkerns als männlicher Kern gegenüber dem zurückbleibenden weiblichen stationären heute kein Zweifel mehr bestehen. Schon Prandtl hat bei *Didinium* gefunden, daß die Polkappen des Wanderkerns bedeutend stärker ausgebildet sind als bei dem stationären Kern (Abb. 370). Ähnliche Befunde sind auch sonst bekannt geworden. Neuerdings

fand Dogiel bei der Konjugation der parasitischen Ophryoscoleciden eine Ausbildung des Wanderkerns, die direkt an tierische Spermien erinnert. Die Wanderkerne sind hier nämlich mit langen schwanzartigen Anhängen ausgestattet (Abb. 371 b, c). Da es bei der Konjugation von *Ophryoscolex* nicht zu einer Plasmaverschmelzung kommt, sondern nur die Mundränder aneinandergepreßt werden, so wandern die Spermien durch die Mundöffnung ihrer Elterzelle heraus, treten in die Mund- und Schlundöffnung des anderen Konjuganten über und wandern aktiv durch den Schlund auf einem Umwege durch das Protoplasma zu dem weiblichen Kern des anderen Konjuganten (Abb. 371 b, c). Die Übereinstimmung mit den Spermien ist hier zu auffallend, als daß die männliche Natur der Wanderkerne noch in Zweifel gezogen werden könnte.



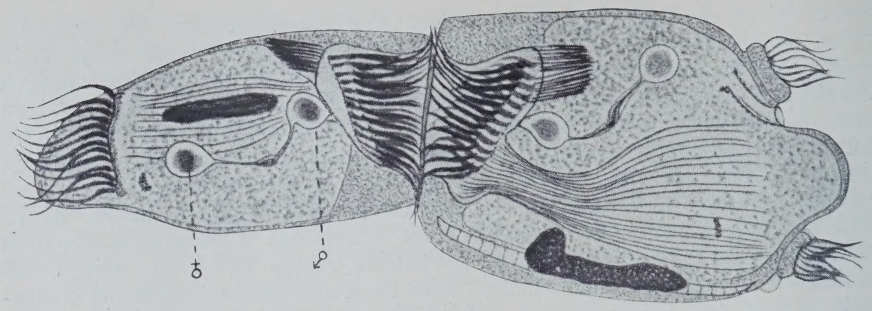
a b

Abb. 370. Sexuelle Verschiedenheit von Wanderkern ♂ (b) und stationärem Kern ♀ (a) von *Didinium nasutum*. Vergr. ca. 1000fach. Nach Prandtl aus Hartmann-Schilling.

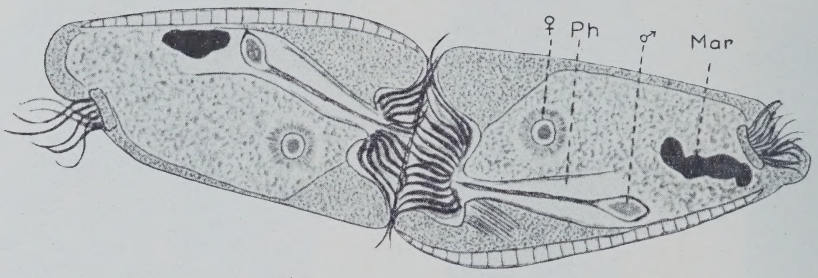
4. Automiktische Befruchtungsvorgänge.

Bei den monöcischen Pflanzen und hermaphroditen Tieren werden bekanntlich die männlichen und weiblichen Geschlechtselemente von ein und demselben Individuum gebildet und in allen diesen Fällen ist von vornherein, falls nicht besondere Einrichtungen vorliegen, die eine Selbstbefruchtung unmöglich machen, wenigstens potentiell eine Selbstbefruchtung zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen desselben Individuums möglich. Bekanntlich findet eine strenge Inzucht bei vielen Pflanzen (den sog. Kleistogamen) und einer Reihe von Tieren (Nematoden, Cestoden) tatsächlich statt. Hier kommt also keine Keimplasmamischung, keine Amphimixis zustande, die Befruchtung ist hier eine Automixis.

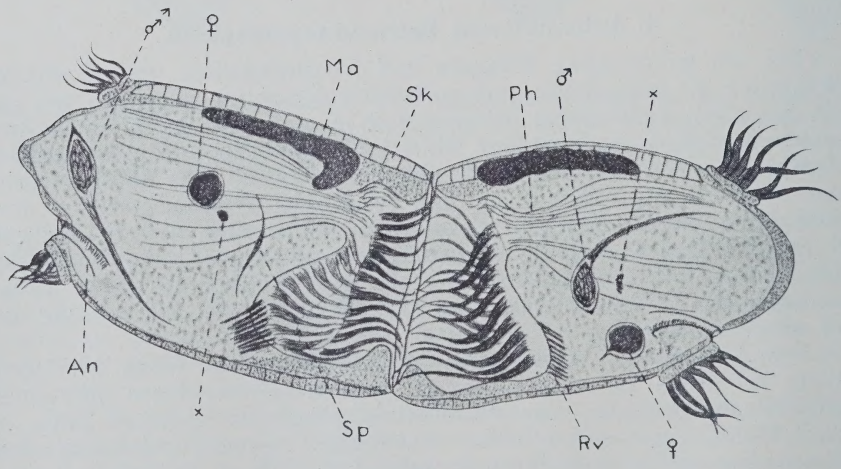
Von Automixis spricht man im allgemeinen aber nicht in solchen Fällen, bei denen sie zwar potentiell möglich ist, bei denen aber auch eine Fremdbefruchtung, eine Amphimixis, ebensogut eintreten kann, in vielen Fällen sogar ausschließlich stattfindet. Automiktisch nennt man vielmehr nur solche Befruchtungsvorgänge, bei denen die Selbstbefruchtung **obligatorisch** ist, die Organisationsverhältnisse so beschaffen sind, daß nur Gameten miteinander zu kopulieren vermögen, die derselben Abstammung sind. Solche Fälle sind in den letzten Jahrzehnten bei Protozoen, Algen und Pilzen in weiter Verbreitung nachgewiesen worden. Ganze Gruppen, wie die Amöbosporidien, viele Ascomyceten,



a



b



c

Abb. 371. Befruchtung von *Cycloposthium bipalmatum*. a Dritte Mikronukleusteilung in männliche und weibliche Tochterkerne. b und c Das Überwandern der männlichsn Kerne durch die Mundöffnung des Partners. Männliche Kerne mit plasmatischem Schwanzanhang. Nach Dogiel.

Uredineen usw. zeigen nur automiktische Befruchtungsvorgänge. Vielfach geben sich dieselben mehr oder minder deutlich als Rückbildungserscheinungen zu erkennen. In anderen Fällen kann man sich dagegen kaum des Eindrucks erwehren, daß es sich um etwas Ursprüngliches handele. Man kann drei Gruppen von Automixis unterscheiden: Pädogamie, Autogamie und Pseudogamie.

α) Pädogamie.

Pädogamie ist die Kopulation von Gameten, die von demselben Individuum gebildet werden, sei es, daß eine Elterzelle (Gamont, Gametangium) durch eine oder einige Zellteilungen Gameten (gleiche oder ungleiche aus sich hervorgehen läßt, die dann direkt miteinander kopulieren; sei es, daß von demselben Individuum männliche und weibliche Geschlechtsorgane (Antheridien und Oogonien) gebildet werden, deren Produkte dann ihrerseits miteinander verschmelzen. Ein Beispiel des ersten Typus hatten wir schon bei der Hologamie von *Actinophrys* kennen gelernt (s. Abb. 351 S. 430), während die Befruchtung des Ascomyceten *Pyronema* uns mit einem Beispiel des zweiten bekannt gemacht hat (s. Abb. 364 S. 442). Im ersten Falle waren die Gameten die Abkömmlinge einer Zellteilung (ihre Kerne waren allerdings durch die Einschaltung der Reduktion durch zwei Teilungen entstanden), im letzten ist durch dazwischen geschaltete Kernteilungen der Grad der Verwandtschaft ein weiterer. Auch bei konjugaten Algen sind autogame Befruchtungsvorgänge seit langem bekannt. Neben den schon früher beschriebenen Fällen mit genotypischer Geschlechtstrennung finden sich nämlich hier sehr häufig rein monöcische Formen, bei denen zwei Nachbarzellen miteinander kopulieren. Die Paedogamie dieser Formen ist scheinbar ersten Grades, da jedoch jede Zelle im Verband des Fadens sich weiter teilt, so sind zwei benachbarte Zellen nicht notwendig direkte Schwesterzellen, sondern können Geschwisterzellen 1., 2. Grades usw. sein. Nach Tröndle und Hemleben kopulieren in der Tat nicht direkte Schwesterzellen, sondern Zellen weiter verwandten Grades, und zwar ist aller Wahrscheinlichkeit nach die Geschlechtstrennung an die vorletzte Zellteilung geknüpft; denn es liegen in dem geschlechtsreifen Zellfaden stets abwechselnd zwei weibliche und zwei männliche Zellen nebeneinander (Abb. 372).

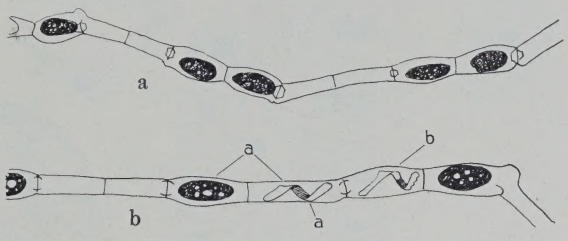


Abb. 372. Kopulation der monöcischen *Spirogyra spreeiana*. Nach Tröndle.

Auch in der Klasse der Amöbosporidien (am sichersten nachgewiesen bei den Haplosporidien) finden sich Beispiele von pädogamer Befruchtung. Bei *Haplosporidium limnodrili* zerfällt der vielkernige Gamont, der in eine Cystenhülle eingeschlossen ist, in einkernige kleine Amöben, die hierauf paarweise kopulieren und direkt zu den Sporen werden (Abb. 373). Bei *Ichthyosporidium hertwigi* findet sich eine ähnliche pädogame Kopulation, doch wird hier die Karyogamie nicht ganz durchgeführt, sondern die zwei Gametenkerne bleiben, wenn auch in einer gemein-

samen Kernsaftzone eingeschlossen, getrennt und teilen sich als Dikaryen durch konjugierte Mitosen mit folgender Zellteilung (Abb. 374 I e). Erst diese beiden Tochterzellen werden zu den Sporoblasten und Sporen und erst in der Spore vollzieht sich die Karyogamie (s. Abb. 375 von *J. giganteum*). In all diesen Fällen von Pädogamie kann die Geschlechtsverteilung nur eine phänotypische sein. Sie stellt sich im Verlauf einer einfachen Äquationsteilung ein.

β) Autogamie

ist die automiktische Befruchtung, sofern sie sich innerhalb einer einzigen ungeteilten Zelle abspielt, bei der also die Zellverschmelzung vollkommen wegfällt. Ein zweiter Vertreter der Gattung *Ichthyosporidium*,

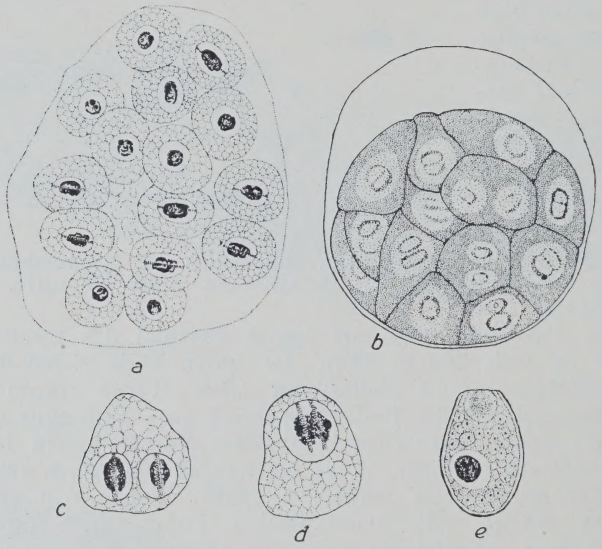


Abb. 373. Gametogonie, Befruchtung und Sporenbildung von *Haplosporidium limnodrili* Gran. a Fertige Gameten innerhalb der Elterncyste; b Cyste mit kopulierten Gameten (nach dem Leben); c Zygote mit unverschmolzenen, d desgl. mit verschmolzenen, jedoch noch gonomeren Kernen; e fertige einkernige Cystozygote. Nach Granata aus Hartmann.

das *J. giganteum*, zeigt uns, wie eine solche extreme Autogamie durch Rückbildung aus einer Pädogamie zustande kommen kann (Abb. 374 II). Hier unterbleibt nämlich die Plasmateilung in den Gameten; es legen sich einfach paarweise innerhalb der gleichen Elterzelle je zwei Gametenkerne aneinander und verschmelzen zu Dikaryen (Abb. 374 II a). Wie bei der verwandten Form enthalten die Dikaryen getrennte Karyosome und werden durch konjugierte Mitosen weitergeteilt. Erst nach einigen Kernteilungen sondern sich dann um die Abkömmlinge der primären Dikaryen Zellen ab, die zu den Sporoblasten werden (Abb. 374 II b). Ähnliche pädogame Autogamien finden sich bei Myxosporidien, Actinomyxidien und vermutlich den Mikrosporidien fast ausschließlich. Auch bei Diatomeen sind einige Fälle bekannt geworden.

γ) Parthenogamie.

Noch deutlicher als die eben geschilderten pädogamen Autogamien tragen die sog. Parthenogamien den Charakter einer Rückbildung. Als solche bezeichnet man einen extrem automiktischen Befruchtungs-

Abb. 374. I. Pädogame Isogamie von *Ichthyosporidium Hertwigi* Swarcz. a Bildung und Copulation der Gameten innerhalb der Elterncyste (nur ein Teil derselben wiedergegeben); b—d Zygoten mit teilweiser Karyogamie (Bildung des Dicaryons); e 1. Teilung des gonomeren Dicaryons (Syncaryon). II. Autogamie von *Ichthyosporidium giganteum* Thélohan. a Verschmelzung der Gametenkerne innerhalb des Elternplasmodiums; b Abgrenzung von Zellen (Sporoblasten) um die Dicaryen (Zygoten). Nach Swarczewsky aus Hartmann.

vorgang innerhalb einer ungeteilten Zelle, die den Charakter einer weiblichen Gamete (Ei) resp. eines weiblichen Gametangiums aufweist. Die klarsten Fälle sind bei Ascomyceten beschrieben worden, doch finden sich ähnliche Vorgänge auch bei Diatomeen und tierischen Eiern.

Bei Ascomyceten findet, wie oben geschildert, in der Regel eine anisogame Gametangienkopulation statt. Manche Formen aber, so z. B. *Lachnea stercorea*, bilden ein vielkerniges Oogon sowie ein Antheridium aus, doch gelangen die Kerne des Antheridiums nicht in das Ascogon. Häufig sind die Antheridien nicht gut ausgebildet. Als Ersatz für die ausbleibende normale Befruchtung verschmelzen nun hier die Ascogonkerne paarweise unter sich.

Noch einen Schritt weiter finden wir die Rückbildung bei *Humaria granulata* (Abb. 376). Dieser Pilz bildet keine Antheridien, sondern nur die Ascogone, die regelmäßig ascogone Hyphen liefern. In dem jugendlichen vielkernigen Ascogon verschmelzen jedoch zuvor die Kerne paarweise.

Schließlich sei noch auf zwei Fälle unter Metazoen hingewiesen, die als Parthenogamie gedeutet werden können. Nach den Untersuchungen von Brauer kommen bei der Parthenogenese von *Artemia salina bivalens* zwei Modifikationen vor. Entweder wird nur ein Richtungskörper ausgebildet und die Chromosomenreduktion unterbleibt. Das parthenogenetisch sich entwickelnde Ei besitzt die diploide Chromosomenzahl. Im anderen Falle werden zwei Richtungskörper gebildet, und die Chromosomenzahl wird reduziert. Dann verschmilzt das zweite Richtungskörperchen, also die Schwesterzelle, sofort wieder mit dem reifen Ei, und so kommt eine Eizelle mit doppelter (tetraploider) Chromosomenzahl zustande (Abb. 377). Einen zweiten ähnlichen Fall hat neuerdings Seiler bei dem Schmetterling *Solenobia pineti* beschrieben. Hierin kann man einen automiktischen Befruchtungsvorgang erblicken, und zwar eine Parthenogamie. Ganz deutlich tritt die enge Beziehung zur Pädogamie zutage, da die kopulierenden Zellen oder Kerne, Reifei und zweiter Richtungskörper, Tochterzellen (Kerne) sind.

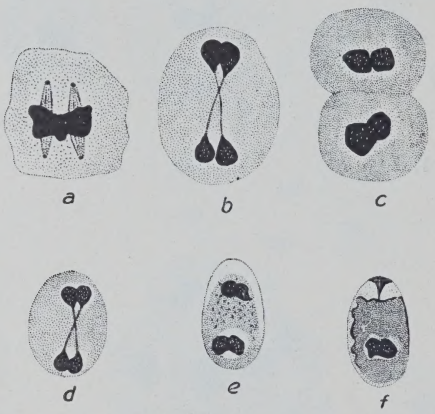


Abb. 375. *Ichthyosporidium giganteum*. Sporenbildung. a—c erste (konjugierte Mitose), d zweite metagame Teilung, e, f Ausbildung der Sporenhülle unter Zugrundegehen von zwei Kernen. Vergr. ca. 2250fach. Nach Swarczewsky aus Hartmann-Schilling.

δ) Pseudogamie.

Auch dieser vierte Typ automiktischer Befruchtung weist einen rückgebildeten Charakter auf. Er findet sich speziell bei Uredineen und Basidiomyceten sowie einigen Ascomyceten und besteht darin, daß die Bildung besonderer Gameten und ihre Verschmelzung völlig rückgebildet ist und statt dessen eine weibliche mit einer vegetativen oder zwei vegetative Zellen (Kerne) verschmelzen, so daß man den Vorgang als einen pseudosexuellen Kopulationsprozeß bezeichnen kann. Wir beschränken uns hier auf die Schilderung der Verhältnisse bei den Uredineen und Basidiomyceten. Bei ersteren läßt sich die Pseudogamie von Parthenogamie ableiten. Die sog. Aecidien der Uredineen stellen mehr oder

minder rückgebildete weibliche Sexualorgane dar, und bei vielen Formen finden sich an dem gleichen Mycel auch Spermogonien, in denen funktionslose Spermatien gebildet werden. Bei *Phragmidium speciosum* sind nach den Untersuchungen von Christman die Oogone noch zu erkennen, indem sie von der Caeoma, einer Mycelanhäufung, aufwärts wachsen und an der Spitze eine kleine Zelle abschnüren, die als rudimentäre Trichogyne (s. Abb. 364 S. 442) zu deuten ist (Abb. 378, 1, 2). Die Trichogynen degenerieren, während zwei benachbarte Oogonien, die

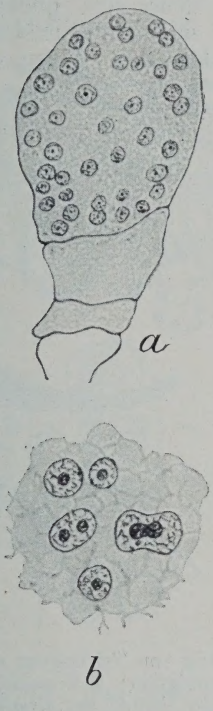


Abb. 367.

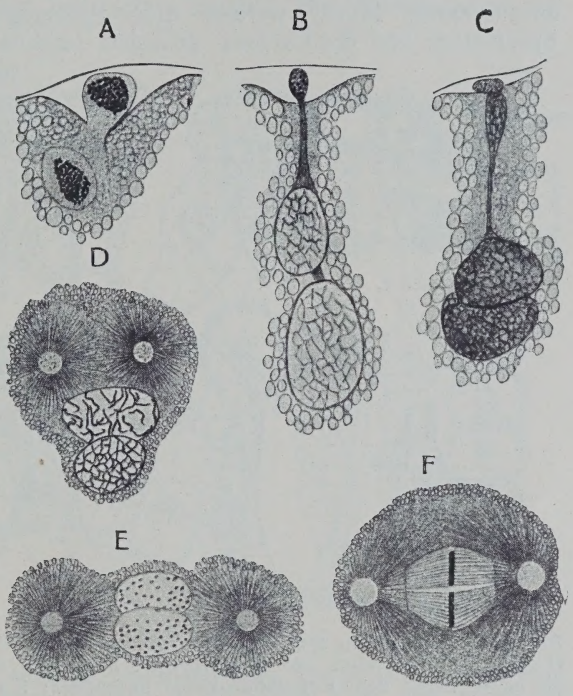


Abb. 377.

Abb. 376. Parthenogamie von *Humaria granulata.* a Vielkerniges Oogon (Ascogon) im Schnitt; b verschiedene Stadien der Verschmelzung je zweier Oogonkerne. Nach Blackman u. Fraser, etwas schematisiert, aus Hartmann.

Abb. 377. *Artemia salina.* A Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, der in B und C wieder in das Ei einbezogen wird. C—F Karyogamie und gonomere Furchungsspindel. Nach A. Brauer aus Korschelt-Heider.

ich lieber Makrogameten nennen will, miteinander verschmelzen (Abb. 378, 3, 4), wobei jedoch — wie bei den Ascomyceten — die Kerne nicht kopulieren, sondern sich nur aneinanderlagern und sich simultan mitotisch teilen (Abb. 378, 5). Die Zygote verlängert sich und schnürt auf diese Weise eine zweikernige Zelle ab, deren Kerne je von einem der kopulierten Makrogameten abstammen (Abb. 378, 7). Indem diese abgeschnürte Zelle sich nochmals teilt, entsteht eine Aecidiospore und eine rudimentäre Zelle, die sog. interkalare Zelle (Abb. 378, 8). Die Zygote wiederholt diesen Vorgang und bildet so eine Anzahl von Aecidiosporen und interkalaren Zellen.

Der hier beschriebene Befruchtungsvorgang vollzieht sich also zwischen Makrogameten und kann demnach als pädogame Parthenogamie nach unserer Nomenklatur bezeichnet werden. Dabei kann die Verwandtschaft der kopulierenden Zellen eine ganz verschieden weite sein.

Bei einer anderen Species derselben Gattung, dem *Phragmidium violaceum*, findet sich ein weiterer Grad der Rückbildung. Es ist das die Art, an der Blackman zuerst die ganze Entwicklung einer Uredinee cytologisch aufgeklärt hat (Abb. 379). Aus dem gleichen uninuklearen Mycel werden hier Spermogonien mit funktionslosen Spermatien und die Caeoma gebildet, letztere in derselben Weise wie

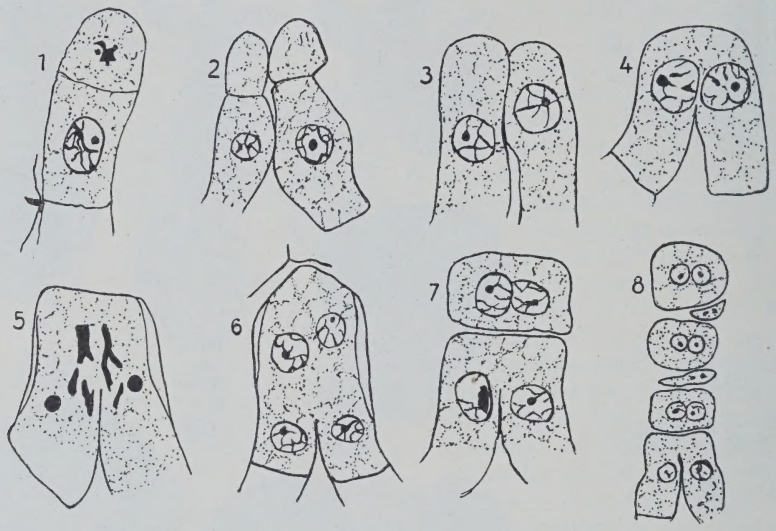


Abb. 378. Befruchtung von *Phragmidium speciosum*. 1 Bildung von Trichogyne und Oogon; 2 Degeneration der Trichogynen; 3 Anfang der Kopulation; 4 Kopulation, die Kerne liegen dem Kopulationskanal gegenüber; 5 simultane Teilung der Zygotenkerne; 6 die Tochterkerne in die Verlängerung der Zygote eingetreten; 7 die Spitze der Zygote abgeschnitten und dadurch zur Aecidiosporenmutterzelle geworden; 8 Bildung von Aecidiosporen und interkalaren Zellen. Nach Christmann aus Guillermond.

bei *Phragmidium speciosum*. Die auch hier gerade hinaufwachsenden Hyphenzellen schneiden zunächst eine kleine sterile Zelle von der Spitze ab (1). Es ist dies die rudimentäre Trichogyne; der übrig bleibende Teil ist das Oogon. Auch hier tritt in das Oogon ein Kern ein, aber nicht, wie bei *Phr. speciosum* ein Kern eines anderen Oogons, sondern ein Kern einer darunter gelegenen vegetativen Zelle (Abb. 379, 2)

Die Verwendung des Kernes einer gewöhnlichen vegetativen Zelle ist hier möglich, weil alle Zellen des aecidosporen-bildenden Mycels haploid sind, was gerade bei Uredineen besonders deutlich zutage tritt, da die haploide Generation einkernige, die diploide zweikernige Zellen besitzt. Der eigentliche Befruchtungsvorgang ist gewissermaßen halbpseudogam. Aus den Aecidiosporen entwickelt sich eine größere oder kleinere Zahl von diploiden mit zweikernigen Zellen ausgestatteten

Generationen, die sich im Sommer durch zweikernige Uredosporen vermehren (Abb. 379, 4). Erst in den Teleutosporen, die im Herbste gebildet werden, kopulieren auch die beiden Kerne (Abb. 379, 5) und während der Keimung der einzelnen Teleutosporen findet die Reduktion statt.

Bei anderen Arten von Uredineen, wie z. B. bei *Uromyces poae* und *Puccinia poarum*, kann dagegen nach den Untersuchungen von Blackman und Blackman und Fraser nicht einmal mehr die eine der kopulierenden Zellen als weibliche Geschlechtszelle erkannt werden und es kopulieren zwei einfache vegetative Zellen. Die Pseudogamie ist

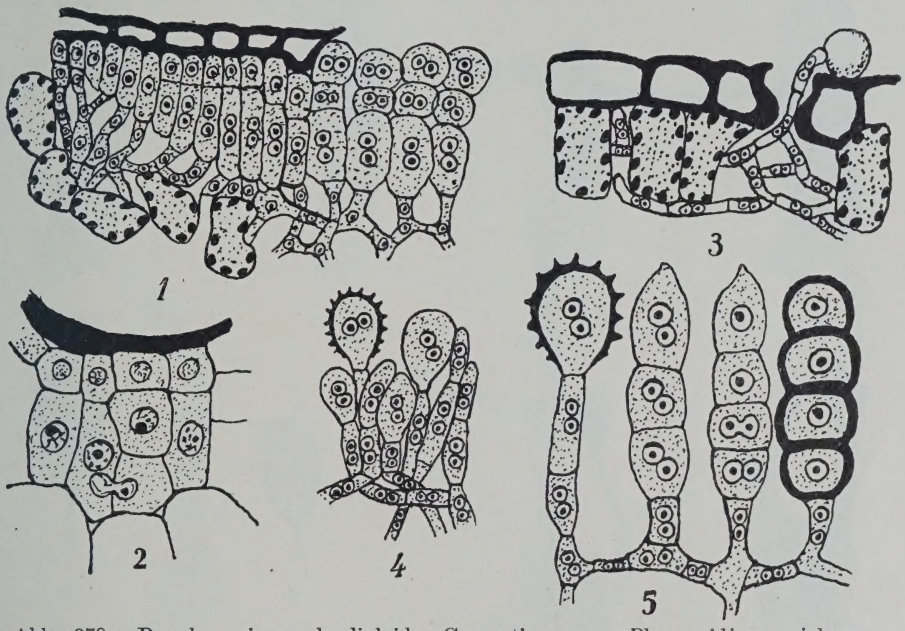


Abb. 379. Pseudogamie und diploide Generation von *Phragmidium violaceum*. 1 u. 2 Peripherer Teil eines jungen Caeoma; in der oberen Figur sind einige der fertilen Zellen bereits zweikernig, in der unteren sieht man, wie die fertilen durch seitliche Kopulation zweikernig, werden; 3 Keimung einer Aecidiospore; 4 Bildung von Uredosporen; 5 junge (noch binukleäre) und alte (unikleäre) Teleutosporen. Nach Blackman.

somit komplett geworden und auch hier ist sie, wie die angeführten Fälle zeigten, auf dem Wege der Parthenogamie entstanden.

An den Basidiomyceten schließlich merken wir überhaupt keine Andeutung einer ursprünglichen Sexualität mehr; die Befruchtung scheint sich nur noch pseudogam zu vollziehen. Wir begnügen uns mit der Schilderung eines streng autogamen Falles, den Kniep bei *Hypochnus terrestris* beschrieben hat (Abb. 380). Das Mycel des Pilzes besteht aus zweikernigen Zellen, und die Kerne sind dabei als gonomere Kerne aufzufassen. Bei der Ausbildung der jungen Basidie verschmelzen die beiden Kerne, worauf zwei aufeinanderfolgende Kernteilungen die Reduktion vollziehen, so daß vier haploide Kerne in der Basidie liegen (Abb. 380 a—d). Am Ende derselben sprossen dann vier Fortsätze hervor, in die je ein Kern einwandert (Abb. 380 e). An jedem der Fort-

sätze wird hierauf eine einkernige haploide Zelle, die Basidiospore, gebildet. Noch ehe die Basidiospore abfällt, teilt sich in ihr der haploide Kern in zwei Kerne und das auf diese Weise entstandene Kernpaar vermehrt sich nach ihrer Keimung durch konjugierte Kernteilungen (Abb. 380f—h und 381). Die Gametenkerne sind also hier Tochterkerne der einzigen haploiden Zelle, die im Entwicklungskreis dieses Pilzes sich findet. Es ist das der extremste Fall einer Autogamie, der überhaupt möglich ist.

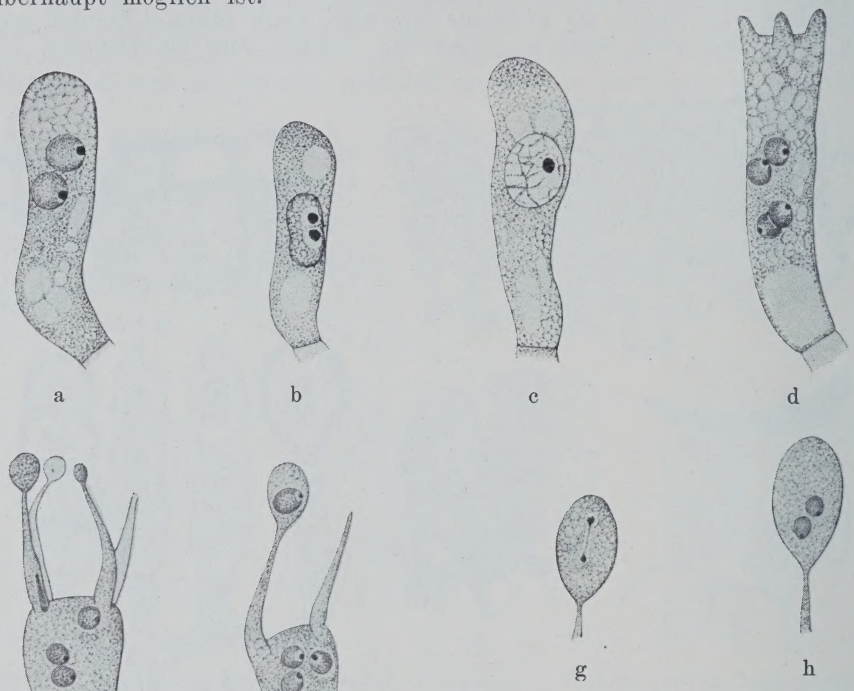


Abb. 380. *Hypochnus terrestris.* Entwicklung der Basidiosporen. a und b Karyogamie; c diploides Synkaryon; d die vier haploiden Kerne; e, f Einwanderung der Gonenkerne in die Basidiosporenanlage, g, h Übergang zur Diplophase. Nach Kniep.

Bei anderen Basidiomyceten findet sich meist eine größere oder kleinere haploide Generation und in der Mehrzahl der Fälle ist nach den neuesten Untersuchungen von Kniep eine Amphimixis mit genotypischer Geschlechtsverteilung bei der Reduktionsteilung vorhanden. Doch ist auch hier die Befruchtung pseudomiktisch. Denn die Zellen, die bei dem Übergang von der Haplophase in die Diplophase mit einander verschmelzen, können von gewöhnlichen, vegetativen Zellen äußerlich nicht unterschieden werden.

c) Unvollständige Befruchtung.

(Merospermie und Merogonie).

Die normale Eibefruchtung der Metazoen setzt sich aus zwei Einzelprozessen zusammen, einmal der Entwicklungserregung des teilungsunfähigen Eies durch Einführung des Spermiencentrosoms und dann der

Verschmelzung des väterlichen und mütterlichen Kernes. Es gibt nun Befruchtungsvorgänge, bei denen der letzte Prozeß unterbleibt und der Spermakern eliminiert wird. Wir können einen solchen als eine unvollständige partielle Befruchtung bezeichnen und mit dem Namen Merospermie (Bělař) belegen, da nur ein Teil des Spermiums, sein Centrosom, an der Befruchtung und der daran folgenden Entwicklung beteiligt ist. Man hat diese Erscheinung zwar vielfach auch Pseudogamie benannt; doch ist es vorzuziehen, diesen Ausdruck hier zu vermeiden und auf die oben beschriebenen autogamen Befruchtungserschei-

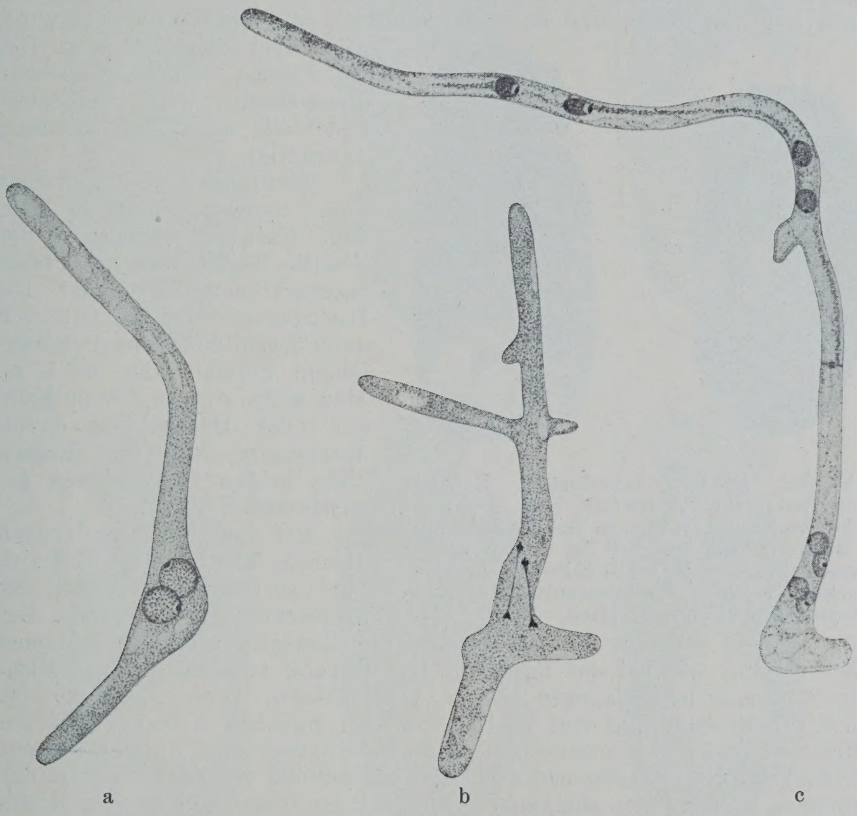


Abb. 381. *Hypochnus terrestris.* Die Entwicklung des diploiden Mycels aus der Basidiospore. Nach Kniep.

nungen zu beschränken. Es gibt auch eine Teilbefruchtung, bei welcher der Kern des sich entwickelnden Keimes ausschließlich vom Spermakern abstammt, also der Eikern fehlt. Diese letzte Erscheinung wird Merogonie (Boveri) genannt.

Der Vorgang der Merospermie ist zuerst von Krüger und Paula Hertwig bei Nematoden beobachtet und von Bělař genauer verfolgt worden. Bei *Rhabditis monohystera* spielt sie sich in folgender Weise ab. Obwohl die Eier nur entwicklungsfähig sind, wenn sie befruchtet werden, so entwickeln sie sich doch parthenogenetisch. Es findet nur eine Reifeteilung statt, so daß der aus ihr hervorgehende Eikern diploid ist. Der eingedrungene Spermakern mit seinem Centrosom,

welch letzteres zunächst, solange keine Strahlung ausgebildet ist, schwer erkennbar ist, bleibt am unteren Eipol liegen, während der reife Eikern ungefähr in der Mitte des Eies sich befindet (Abb. 382 a). Der Eikern wird nun durch die Strömungen des Protoplasmas an den hinteren Eipol befördert, in dem sich das Spermacentriol inzwischen geteilt hat, Strahlungen aber erst dann auftreten, wenn der Eikern zwischen die Teilprodukte des Spermacentrums gerückt ist (Abb. 382b). Jetzt wandert der Eikern, indem er gleichzeitig sich in die erste Furchungsspindel umwandelt, in die Eimitte zurück, während der Spermakern, ohne sich aufzublähen, in dem Protoplasma liegen bleibt. Dies hat zur Folge, daß der Spermienkopf entwicklungsunfähig wird, nicht aber sein Centrosom. Der im Plasma liegen gebliebene Spermakern wird resorbiert und bleibt an der Befruchtung unbeteiligt.

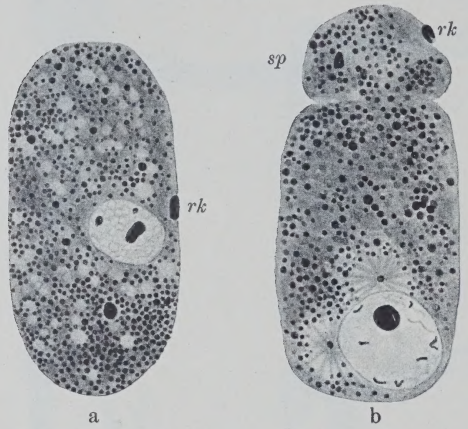


Abb. 382. *Rhabditis monohystera*. Entwicklung des parthenogenetischen Eies. Der ovale schwarze Körper im unteren Teil der Abbildung a ist der chromatische Teil des eingedrungenen Samenkörpers (*ap*). b Der Eikern in Prophase zwischen geteilten Spermiencentren. *rk* Richtungskörper. Vergr. 1000fach. Nach Bělař.

Wenn man die reifen Eier unter Sauerstoffabschluß hält, dann bleibt der Eikern in der Eimitte liegen, weil die Protoplasmaströmung gebremst ist. Das Spermacentrosom teilt sich unter Ausbildung von Polstrahlungen normal (Abb. 383 b, c). Man kann sich in diesem Falle mit aller Deutlichkeit davon überzeugen, daß der Eikern diese beiden Centrosomen gewissermaßen abholt.

Bei der hier beschriebenen Merospermie beteiligt sich also nur das Spermacentrosom, der Spermakern geht zugrunde. Die Teilungsfigur des merospermen Eies stammt wie bei der normalen Befruchtung vom Spermacentrosom, die Chromosomen dagegen allein vom Eikern. Von Interesse ist noch die Beobachtung von Bělař, daß bei manchen Nematoden, deren Eier sich rein parthenogenetisch (ohne Beteiligung eines Spermatozoons) entwickeln, die Centrosomen der Furchungsspindel von dem Centrum der einzigen Reifespindel abstammen, die hier im Gegensatz zu den Reifeteilungen der amphimiktischen Formen, die keine Centrosomen erkennen lassen, deutliche Centrosomen besitzen.

Außer der normalen physiologischen Merospermie, die bisher nur bei Nematoden beobachtet wurde, ist in einer Reihe von Fällen auch eine experimentelle Merospermie festgestellt worden. So konnten G. und P. Hertwig bei Seeigeln und Amphibieneiern in der Weise experimentell eine Merospermie erzeugen, daß sie vor der Besamung die Samenfäden einer Bestrahlung mit Radium unterwarfen[1]). Die Schädigung macht sich zunächst am Plasma noch nicht bemerkbar und die mit Radium behandelten Spermien vollziehen die Befruchtung in normaler Weise. Es kommt durch die Tätigkeit des

1) Siehe S. 428.

Spermacentrosoms zu einer normalen Furchungsspindel und auch der Eikern bildet in normaler Weise Chromosomen. Der Spermakern vergrößert sich zwar etwas, gelangt aber nicht zur Verschmelzung mit dem Eikern, sondern bleibt abseits von der Spindel liegen, und wird bei der Teilung einer der Tochterzellen zugeteilt (Abb. 384). Wenn die

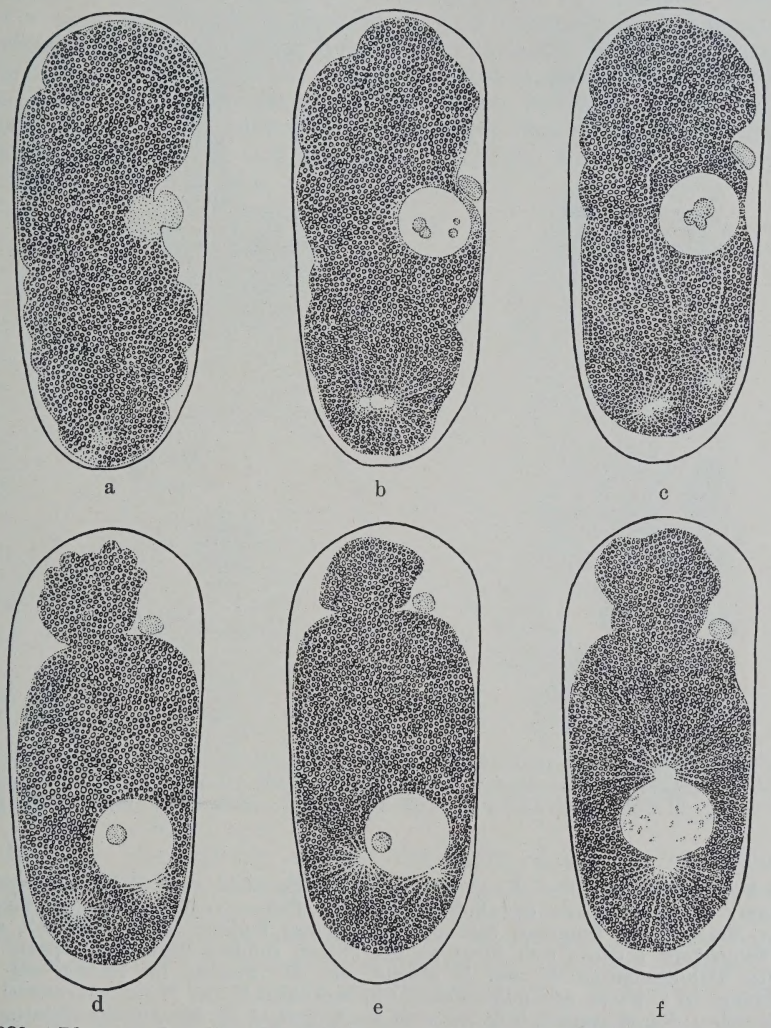


Abb. 383. *Rh. monohystera.* Eientwicklung bei Sauerstoffabschluß. a Abschnürung des Richtungskörpers, b Teilung der Astrosphäre, c Beginn der Eikernwanderung. Vergr. etwa 1000fach. Nach Bělař.

Radiumschädigung stark genug war, so geht der Spermakern allmählich völlig zugrunde, und aus dem Ei entwickelt sich eine haploide Seeigellarve. Bei geringerer Schädigung kann ein Teil der Chromosomen des Spermakerns sich erholen und später an der weiteren Entwicklung der Blastomere teilnehmen. Das gleiche Resultat ergaben ähnliche Versuche an Amphibien.

In ganz anderer Weise haben Kupelwieser, J. Loeb, Godlewski u. Herbst merosperme Befruchtung erhalten, indem sie Seeigeleier mit dem Sperma anderer Tiergruppen, so von Mollusken und Würmern,

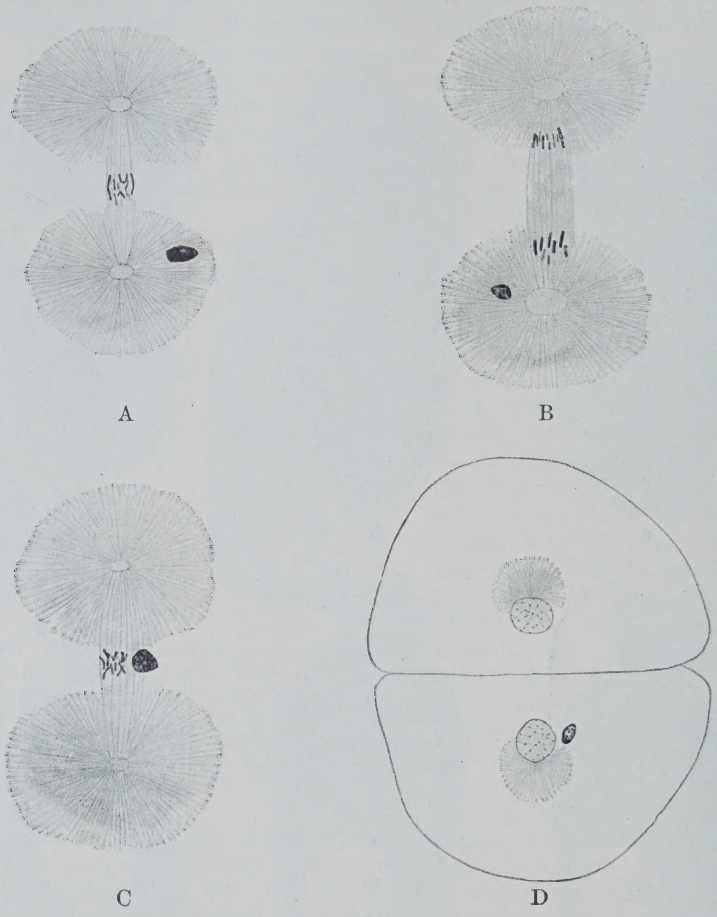


Abb. 384. Seeigeleier (bei A—C sind nur die Spindeln und Pohlstrahlungen gezeichnet) 1 Stunde nach der Befruchtung mit Samen, der 12 Stunden lang mit einem Mesothorium-Präparat, Stärke 55 mg reines Radiumbromid, bestrahlt wurde. Der Samenkern beteiligt sich nicht an der Mitose, sondern liegt als kompakte Masse in den Teilungsfiguren A und B abseits von der Spindel im Bereich der einen Strahlung, in C neben den mütterlichen Chromosomen in der Mitte der Spindel. Die mütterlichen Chromosomen befinden sich in A und C in der Äquatorialplatte, in B sind sie nach den beiden Spindelpolen auseinandergewichen. In D ein Ei derselben Versuchsreihe, $1^1/_4$ Stunde nach der Befruchtung. Der radiumbestrahlte Spermakern ist bei der Furchung nur in eine der beiden Blastomeren zu liegen gekommen. Nach G. Hertwig aus O. Hertwig.

besamten. Hier entwickelten sich Larven von rein mütterlichem Charakter und die genaue cytologische Untersuchung von Kupelwieser ergab, daß das eingedrungene fremde Spermium durch Teilung seines Centrosoms eine normale Furchungsspindel liefert, und daß auch der Eikern in normaler Weise seine Chromosomen ausbildete. Der Samenkern

nimmt dagegen (wie in den oben berichteten Versuchen an mit Radium behandelten Spermien) nicht an der Furchungsmitose teil, sondern bleibt wie ein Fremdkörper seitlich liegen und wird allmählich resorbiert (Abb. 385). Es liegt also auch hier eine echte Merospermie vor. Es handelt sich in diesen Fällen nicht, wie oft behauptet worden ist, um die Auslösung einer künstlichen Parthenogenese mit anderen Methoden als die oben beschriebenen chemischen und traumatischen, sondern wie bei einer echten Befruchtung liefert das Spermium den Teilungsapparat des sich furchenden Eies, nur sein Kern wird eliminiert. Da also wenigstens einer der Teilvorgänge einer normalen Metazoenbefruchtung, die Entwicklungserregung, durch das eingeführte Spermacentrosom verwirklicht ist, so handelt es sich um eine partielle Befruchtung, nämlich eine Merospermie.

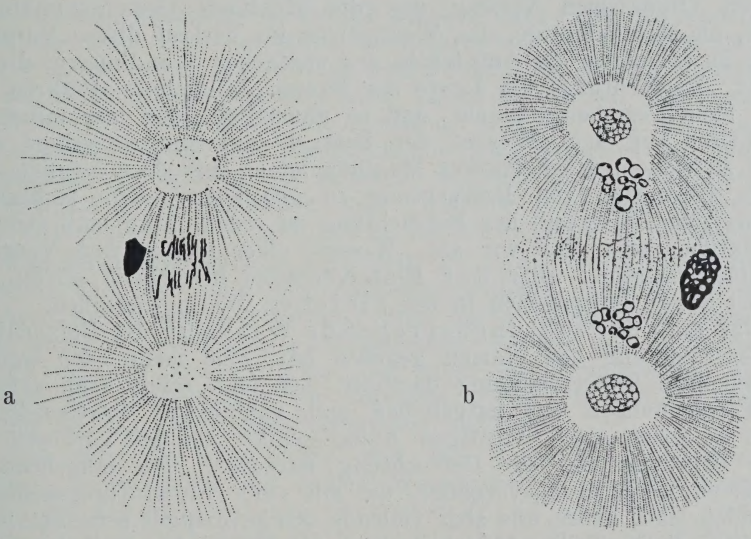


Abb. 385. Erste Furchungsteilung von Eiern von *Echinus* (Seeigel), die mit Sperma des Anneliden *Anduinia* befruchtet wurden. a frühe Anaphase, der Spermakern links am Rande der Spindel; b Telophase. Vergr. a ca. 600fach, b 1200fach. Nach Kupelwieser.

Bei der Merospermie stammt der Kern des sich entwickelnden Keimes ausschließlich vom Ei ab. Es gibt nun noch eine andere unvollständige Befruchtung, bei der umgekehrt sämtliche Kerne von dem befruchtenden Samenkern abstammen, die Merogonie. Dieser Vorgang läßt sich natürlich nur künstlich herbeiführen, und zwar in der Weise, daß man kernlose Bruchstücke von Eiern besamt. Wenn man nämlich Seeigeleier in einem Reagenzgläschen mit Seewasser kräftig schüttelt, so zerfallen die Eier in größere und kleinere Teile, die meist kernlos sind. Da sich diese Eistücke abrunden und längere Zeit noch am Leben bleiben, so lassen sie sich durch Zusatz von Samen befruchten (O. und R. Hertwig). Boveri hat solche Eibruchstücke nach Befruchtung isoliert und aus ihnen normale, nur entsprechend kleinere Larven aufgezogen. Diese Versuche wurden nicht nur an Seeigeln, sondern auch an Anneliden- und Molluskeneiern vorgenommen.

Entsprechend den oben geschilderten Merospermieversuchen von G. und P. Hertwig lassen sich durch Radiumbehandlung normaler

Eier auch Merogonie-Versuche durchführen. Hier wird durch die Radiumbehandlung der Kern unbefruchteter Eier so geschädigt, daß er zugrunde geht, doch lassen sich die Eier normaler Weise besamen und man kann aus ihnen dann merogone Froschlarven und Tritonlarven erzielen, deren Kerne nur vom Samenkern abstammen.

2. Allgemeine Wesenszüge der Befruchtung.

In dem oben gegebenen vergleichenden Überblick über die Befruchtungsvorgänge der Organismen sind die Befruchtungsvorgänge der niederen Organismen in weit höherem Grade als es bisher üblich war, berücksichtigt. Denn nur eine vergleichende Betrachtung der so überaus mannigfaltigen Modifikationen dieser Vorgänge bei niederen Organismen vermag uns die richtigen Gesichtspunkte zu liefern, um das Wichtige, das Wesentliche im Verlauf dieser Vorgänge richtig zu erkennen. In Anbetracht der vielfachen Wandlungen, die der Begriff „Befruchtung" im Laufe der letzten Jahrzehnte erfahren hat, haben viele Forscher geglaubt, daß es unmöglich oder zum mindesten unpraktisch sei, das „Wesen" der Befruchtungsvorgänge scharf definieren zu wollen. Nach unserer Meinung ist es aber doch möglich, eine scharfe Definition von Befruchtung zu geben und, ohne unklar zu werden, vom „Wesen" der Befruchtung zu reden. Man muß sich nur klar darüber sein, daß wir als „Wesen" eines biologischen Vorgangs nur die Gesamtheit aller der Einzelvorgänge bezeichnen dürfen, die sich bei allen Organismen in der gleichen Weise vorfinden.

Daß die entwicklungserregende Wirkung der Befruchtung, die dem Vorgang den Namen gegeben hat, eine mehr oder weniger unwesentliche Teilerscheinung darstellt, hat man schon früh erkannt. Die Erscheinungen der natürlichen und künstlichen Parthenogenese liefern ja schon einen wichtigen Anhaltspunkt, um das Unwesentliche dieses Prozesses für die Befruchtung darzutun. Die eingehend geschilderten Befruchtungsvorgänge, die mit einer Entwicklungshemmung verbunden sind, haben uns aber vollends den prinzipiell nebensächlichen Charakter dieser Teilerscheinungen gezeigt. Es sei nur nochmals daran erinnert, daß bei hologamer Befruchtung (z. B. von *Amoeba diploidea*) mit Eintritt der Befruchtung jegliche Fortpflanzung und Entwicklung eingestellt wird, ja sogar im Gegenteil die Zahl der Individuen nicht nur nicht vermehrt, sondern verringert, auf die Hälfte herabgesetzt wird.

Aber auch die Amphimixis, die Keimplasmamischung, die zunächst nach dem Bekanntwerden der Einzelheiten der Befruchtung (Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Kerne) mit Recht von den Biologen in den Vordergrund der Betrachtung gerückt worden war, stellt keine wesentliche, keine allgemeine Befruchtungserscheinung dar. Die Aufdeckung der vielen automiktischen Befruchtungsvorgänge drückt auch diesen Vorgang trotz seiner überaus wichtigen biologischen Bedeutung für Vererbung und Entwicklung zu der Rolle einer unwesentlichen Teilerscheinung des eigentlichen Befruchtungsproblems herab. Die Amphimixis ist gleich der „Entwicklungserregung" nur die Folgeerscheinung mancher Befruchtungstypen und gehört daher nicht zu deren eigentlichem Wesen. (In dem nächsten Kapitel, das der Physiologie und den Theorien der Befruchtung gewidmet ist, werden wir auf diese Frage zurückkommen.)

Dagegen hat sich immer mehr und immer deutlicher herausgestellt,

daß die Reduktion und zwar die Zahlenreduktion der Chromosomen, die mit der Karyogamie (und Amphimixis) im engsten Zusammenhang steht, unbedingt einen wesentlichen Teil der Befruchtungsvorgänge selbst ausmacht, daß sie unbedingt mit ihr zusammengehört und nur im Zusammenhang mit ihr ihre richtige Beurteilung und Erklärung finden kann. Überall, wo es Befruchtungsvorgänge gibt, folgen ihnen in der Regel früher oder später Reduktionsteilungen.

Weiterhin bleibt als gesicherte Erkenntnis bestehen, daß zum Wesen der Befruchtung die Verschmelzung zweier Zellen, der Gameten, oder zum mindesten zweier Zellkerne, der Gametenkerne, gehört. Während aber die ältere Protistenforschung aus der großen Verbreitung von Isogamie und dem Vorhandensein von Übergängen zur Eibefruchtung zunächst den Schluß gezogen hatte, daß die sexuelle Verschiedenheit der Gameten etwas Sekundäres sei, das sich erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung dem Prinzip der Arbeitsteilung gemäß mit der Befruchtung verbunden hätte, haben die neueren Untersuchungen immer weitere Stützen für die Annahme erbracht, daß die sexuelle Verschiedenheit, zum mindesten eine physiologische, einen der Wesenszüge der Befruchtung ausmacht und daß die Sexualität (d. h. der Gegensatz von „männlich“ und „weiblich“) mithin unbedingt und von Anfang an mit jeder Befruchtung verbunden ist.

Die neuere cytologische Forschung hat ferner das wichtige Resultat erbracht, daß bei vielen getrenntgeschlechtlichen höheren Tieren und Pflanzen die beiden Geschlechter sich durch verschiedene Zahl resp. Form einzelner Chromosomen unterscheiden. Es sind das die sogenannten Geschlechtschromosomen, die durch ihr Verhalten bei der Reduktion und Befruchtung zu erkennen geben, daß ihnen eine Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung zukommt.

Ehe wir die Physiologie und die Theorien der Befruchtung erörtern, sollen daher die beiden Wesenszüge aller Befruchtungsvorgänge, die Gameten resp. Gametenkerne und ihre sexuelle Verschiedenheit sowie die Reduktionsteilungen noch im Einzelnen genauer besprochen werden und zugleich eine Darstellung der Geschlechtschromosomen und ihres Verhaltens bei der Reduktion und Befruchtung gegeben werden.

a) Reduktion.

Die Auffassung, daß die Reduktion unbedingt mit zu einer Befruchtung gehört, ja daß sie in jedem Falle, sei es, daß sie in der Zygote sich abspielt oder bei der Gametenbildung oder bei einer agamen Sporenbildung, geradezu als der letzte Akt der Karyogamie zu betrachten ist, das wurde in den vorausgehenden Abschnitten schon zur Genüge hervorgehoben. Es soll nun noch im Zusammenhang auf die Einzelheiten und Gesetzmäßigkeiten eingegangen werden, durch die der Gesamtverlauf gewährleistet wird. Daß das allgemeine Resultat jeder Reduktionsteilung die Halbierung der diploiden Chromosomenzahl auf die Hälfte ist, darüber besteht wohl heute keine Meinungsverschiedenheit mehr. Dagegen sind die Ansichten darüber, wie dieses Resultat erreicht wird, auch heute nach mehr als 40jähriger Arbeit immer noch sehr geteilt. Immerhin haben sich im Laufe der letzten Jahre die Anschauungen und Beobachtungen doch insoweit geklärt, daß

ernsthaft nur noch zwei Möglichkeiten diskutiert werden können. Bekanntlich treten die Chromosomen der ersten Reifeteilung in der Regel bereits in schon reduzierter, haploider Zahl auf (sog. Pseudoreduktion). Während früher viele Forscher die Meinung vertraten, daß die eigentliche Reduktion, die Halbierung der Chromosomenzahl, sich überhaupt nicht in den Reifeteilungen vollziehe und schon vorher in irgendeinem anderen Stadium der Bildung oder des Wachstums der Geschlechtszellen in unbekannter Weise stattfinde, wird diese Ansicht heute nur noch ausnahmsweise vertreten. Man nimmt heute an, daß diese Scheinreduktion entweder durch parallele Aneinanderlagerung zweier vorher getrennter Chromosomen zustande kommt oder durch Vereinigung zweier getrennter Chromosomen mit einem ihrer Enden. Den ersten Vorgang bezeichnet man als Parallelkonjugation oder Parasyndese, den letzteren als Metasyndese oder End to Endkonjugation. So strittig die Beurteilung vieler mikroskopischer Bilder bei der Ei- und Samenreifung von Tieren und Pflanzen auch heute immer noch ist, so hat doch in den letzten Jahren, seit Grégoire in übersichtlicher Weise das Gesamtmaterial kritisch gesichtet hat und mit Entschiedenheit für das ausschließliche Vorkommen der Parallelkonjugation eingetreten ist, die erste Auffassung immer mehr an Boden gewonnen. Man kann heute wohl sagen, daß mit Sicherheit in einigen wenigen Fällen eine Parallelkonjugation tatsächlich bewiesen ist. Dagegen kann das Tatsachenmaterial, das als Stütze der Annahme einer Metasyndese angeführt wird, deshalb nicht als beweiskräftig angesehen werden, weil bei den betreffenden Objekten die früheren Stadien, in denen sich die Scheinreduktion vollzieht, nicht analysierbar sind.

Wir wollen zunächst die Einzelheiten der Reduktionserscheinungen an einem der bestbekannten Beispiele, der Spermatogenese des Anneliden *Tomopteris onisciformis*, einmal im Zusammenhang schildern. Der Vorgang wird eingeleitet in den jungen Spermatocyten durch die parallele Aneinanderlagerung der homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen, die eben erst aus der Telophase der letzten Spermatogonienteilung hervorgegangen sind, ohne in ein Kerngerüst überzugehen. Das geschieht in unserem Objekt — und so ist es bei sehr vielen anderen, genauer studierten Formen — in dem sog. Bukettstadium. Die langen dünnen Chromosomen sind alle paarweise angeordnet und zeigen eine deutliche Orientierung nach dem einen Kernpol, an dem das Centrosom liegt (Abb. 386a—d). Daß es sich hier tatsächlich um ein Aneinanderlagern zweier homologer, vorher getrennter Chromosomen und nicht um eine frühzeitige Längsspaltung handelt, kann in manchen Fällen — wir werden weiter unten auf einige derselben noch zurückkommen — als gesichert gelten. Dieses Bukettstadium ist bei vielen Objekten gegenüber Fixierungsmitteln sehr empfindlich, so daß sich die ganze Chromosomenmasse dann an einem Kernpol zu einem dichten Klumpen zusammenzieht (Abb. 392 b). Das Stadium wird dann als Synapsis bezeichnet. Doch nennt man heute auch vielfach die ganzen Vorgänge, die sich während dieser Vorbereitungsstadien abspielen, synaptische Phänomene (Engländer und Amerikaner gebrauchen dafür den Ausdruck „meiotische Erscheinungen", während sie das Stadium der synaptischen Verklumpung als Synezisis bezeichnen). Die anfangs sehr langen und dünnen Chromosomen verkürzen sich, werden kompakter und dicker, und in diesem Stadium verschwindet all-

mählich der Zwischenraum zwischen den homologen Chromosomen (was aber nicht für alle Objekte zutrifft). Sie gehen aus dem Leptotänstadium (b, c) in das Pachytänstadium (d) über. Später wird aber der Spalt zwischen den beiden Chromosomenpaaren wieder deutlich, in-

Abb. 386. *Tomopteris onisciformis.* Reduktionsphänomene in der Spermatogenese. a kurz nach der letzten Spermatogonienmitose; b—d Bukettstadium; b Parallelkonjugation (Leptotän); c Konjugation fast vollendet, nur an den Umbiegungestellen der Chromosomen sind die beiden Partner noch nicht vereinigt; d Pachytän; e, f Strepsitän; g Diakinese; h Metaphase der Reduktionsteilung, Äquationsspalt sichtbar; i frühe Anaphase der Reduktionsteilung; j desgl. in Polansicht; k Metaphase, l Anaphase der Äquationsteilung. Vergr. 1300fach. Nach A. & K. E. Schreiner 1906.

dem es wenigstens zu einer teilweisen Trennung der beiden Partner kommt, die zunächst oft umeinandergewickelt erscheinen, das Strepsitänstadium (e, f). In dem darauffolgenden Diakinesestadium (g) (späte Prophase der 1. Reifeteilung), währenddessen noch eine weitere Verkürzung und Verdickung der einzelnen Chromosomen sich

Abb. 387. *Stenobothrus paralellus*. Spermatogenese. a Äquatorialplatte einer Spermatogonienmitose in Polansicht. a_1a_1—h_1h_1 die homologen Chromosomen. b Spätes Strepsitänstadium. c Metaphase der ersten Reifungsteilung (die Spindel ist der helle Raum, der fast so groß ist, wie die ganze Spermatocyte, die Centrosomen sind nur schwach gefärbt). d Mittlere Anaphase der ersten Reifungsteilung; sämtliche Chromosomen bereits äquationell gespalten; oberhalb von a und unterhalb von a_1 die Centrosomen. f und g Zwei (nicht zueinander gehörige) Tochterplatten der zweiten Reifungsteilung; f mit X-Chromosom. Ausstrichpräparat, daher die Zellen stark abgeplattet. Vergr. 2200fach. Orig. von Bělař.

vollzieht, treten sie dann vielfach wieder so weit voneinander, daß sie meist nur noch mit ihren Enden zusammenhängen. Nun tritt an jedem Konjugationspartner ein Äquationsspalt auf (nicht bei allen Objekten), also die vorbereitete Längsteilung, die in der Regel in der zweiten Reduktionsteilung durchgeführt wird (h). Auf diese Weise entstehen die Tetraden, die vierteiligen Chromosomenelemente, die in haploider Zahl in der Äquatorialplatte der ersten Reifespindel auftreten. Der Zeitpunkt dieses Sichtbarwerdens des Längsspaltes kann sehr variieren. Er ist manchmal schon in sehr frühen Konjugationsstadien da, manchmal ist er in die Anaphase der ersten Reifeteilung verlegt[1]). Diese erste Reifeteilung trennt nun die beiden, vorher konjugierten homologen Chromosomen voneinander (eigentliche Reduktion, Abb. 386 i und 387 d), während die zweite Reifungsteilung die Hälften der längsgespaltenen Chromosomen auf die beiden Tochterkerne verteilt (j—l). Deshalb nennt man die erste Teilung Reduktionsteilung, die zweite Äquationsteilung[2]). Zwischen der ersten und zweiten Reifeteilung kommt es oft nicht zur Ausbildung eines Ruhekernes, und die Chromosomen lassen in diesem Stadium, der Interkinese, meist sehr deutlich den Äquationsspalt erkennen.

Daß die Doppelchromosomen im Beginn des Leptotänstadiums tatsächlich durch Aneinanderlagerung homologer Chromosomen und nicht durch frühzeitige Längsspaltung entstanden sind, zeigen vor allen Dingen die Reduktionserscheinungen derjenigen Formen, die zwei Garnituren von sehr verschiedenartigen Chromosomen (bei geringer Chromosomenzahl) besitzen. Hier läßt sich in den synaptischen Phänomenen, speziell in den Strepsitänstadien, mit aller Deutlichkeit erkennen, daß immer zwei gleich große und gleich gestaltete Chromosomen zusammengetreten sind, von denen dann in den späteren Stadien wiederum jedes seinen

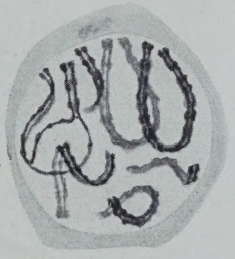


Abb. 388. *Viviparus viviparus* (*Paludina vivipara*). Spermatocyte im Bukettstadium. Bei * ein Chromosomenpaar sichtbar, dessen Hälften (= Konjugationspartner) an der Umbiegungestelle durch in sie gelagertes besonderes Chromosomenpaar an der völligen Vereinigung verhindert sind. Vergr. 3300fach. Orig. von Bělař.

eigenen Längsspalt aufweist (Abb. 387 b). In der Anaphase der ersten Reifeteilung weichen die bereits geteilten Doppelchromosomen auseinander (Abb. 387 c). Die Längskonjugation wird bewiesen: 1. dadurch, daß man in einigen Fällen die konjugierten Chromosomen von der Telophose der letzten Spermatogonien- (resp. Oogonien-)Teilung bis in die Bukettstadien hinein stets im Auge behalten und somit direkt die Konjugation beobachten kann (Gelei bei *Dendrocoelum lacteum*, Wenrich und Janssens bei Orthopteren), und 2. durch den von Gelei an *Dendrocoelum lacteum*, von Bělar (uned.) an *Paludina* er-

1) Ist der Äquationsspalt noch nicht sichtbar geworden, dann spricht man von Dyaden, doch ist es richtiger, den Ausdruck Gemini zu gebrauchen, da als Dyaden auch die Chromosomen der 2. Reifeteilung bezeichnet werden.

2) Die vielfach in gleichem Sinne gebrauchten Ausdrücke heterotypische und homöotypische Teilung sind nicht empfehlenswert.

hobenen Befund, daß bei der Aneinanderlagerung ein Chromosomenpaar zwischen die Mitte eines anderen Paares geraten ist, so daß sich das letztere nicht ganz zusammenschließen konnte (Abb. 388). In diesen letzten Fällen ist die Annahme einer frühzeitigen Längsspaltung vollends unhaltbar.

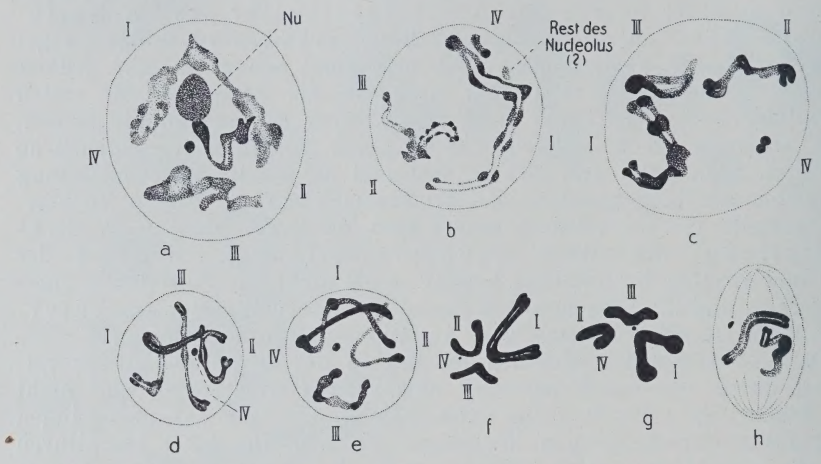


Abb. 389. *Sphaerosphoria scripta* L. a—c Spermatocyte 1. Ordnung. Aus den 4 Bezirken haben sich 4 Paar Chromosomen herausdifferenziert. d, e Fortschreitende Verdichtung der Chromosomen, in e scheinbar 4 einheitliche Chromosomen. f, g Metaphase der 1. Reifeteilung. h Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung in Seitenansicht. Nach Keuneke.

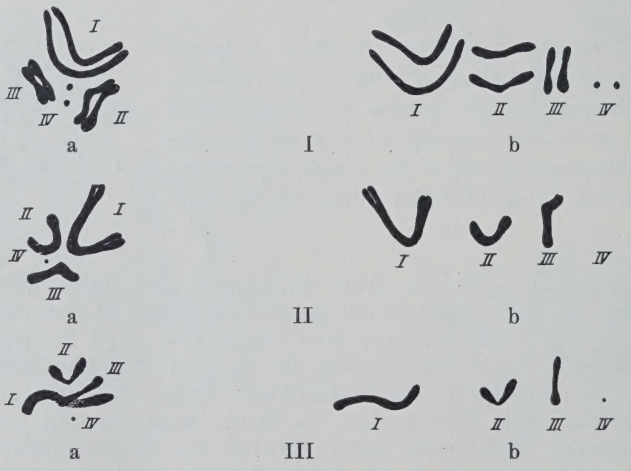
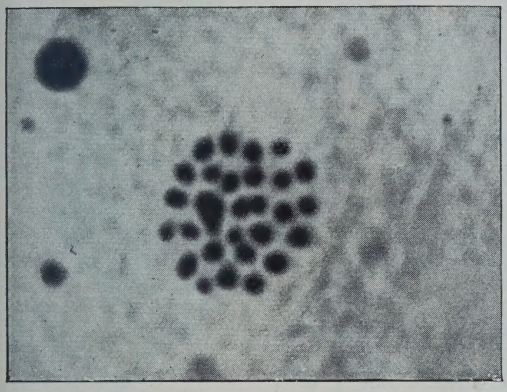


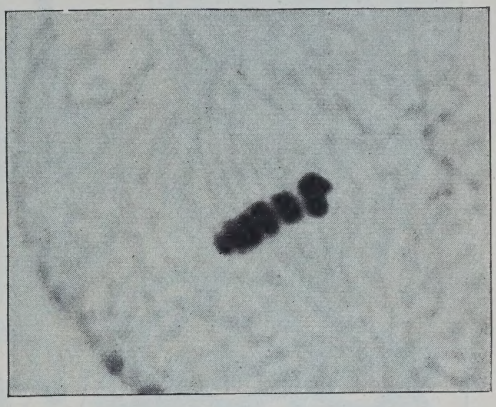
Abb. 390. *Sphaerosphoria scripta* L. Äquatorialplatten: I Spermatogonienteilung II 1. Reifeteilung, III 2. Reifeteilung. a Äquatorialplatte im ganzen, b Chromosomen einzeln herausgezeichnet. Nach Keuneke.

Überzeugende Bilder für eine Parallelkonjugation hat neuestens Keuneke für die Spermatogenese einiger Dipteren mitgeteilt. In den Spermatogonienteilungen von *Sphaerophoria scripta* treten 2 Garnituren

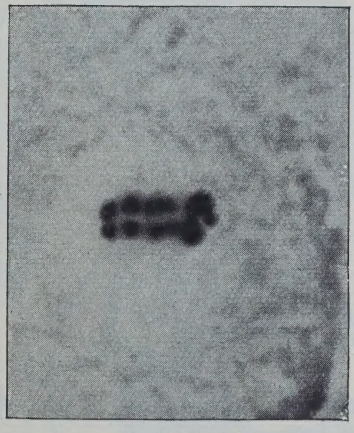
von je 4 an Form und Größe (I—IV in den Abb.) verschiedenen Chromosomen auf (Abb. 389 u. 390). Die einander homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen liegen schon in den letzten Spermatogonienteilungen mehr oder minder parallel. Von hier ab lassen sich die Chromosomenpaare durch die ganze Wachstumsphase hindurch bis zur Prophase der ersten Reifeteilung hin verfolgen (Abb. 389). Sie bilden im Keimbläschen getrennte gelockerte Chromatinbezirke von



a



b



c

Abb. 391. *Phragmatobia fuliginosa.* Die Reduktionsteilungen in den Samenzellen des F_1-Bastardes von 29 ♀ × 28 ♂. a Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung vom Pol gesehen; b dasselbe in Spindelseitenansicht, rechts die große inäquale Tetrade; c Beginn der Anaphase, Trennung der konjugierten Chromosomen. Vergr. 3000fach. Nach Seiler.

typisch verschiedener Form und Größe. Aus diesen vier Komplexen differenzieren sich vier Chromosomenpaare, welche den diplotänen Stadien bei anderen Objekten entsprechen (Abb. 389 a, b). Die Doppelfäden verkürzen sich hierauf, gehen in ein Pachytänstadium über, so daß nur scheinbar eine einfache Chromosomengarnitur von vier Chromosomen vorhanden ist (c—e). In der Metaphase tritt unter weiterer Verkürzung der Spalt in den Chromosomenpaaren wieder auf (f). Die weitere Zerlegung in den beiden Reifeteilungen erfolgt hierauf in bekannter Weise.

Daß in der Synapsis tatsächlich homologe väterliche und mütterliche Chromosomen miteinander konjugieren und durch die Reduktion die beiden Partner auf verschiedene Zellen wieder verteilt werden, hat kürzlich Seiler durch seine früher schon erwähnten Bastardierungsversuche zwischen zwei Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl (29 und 28 haploid) bewiesen. Wir sahen, daß

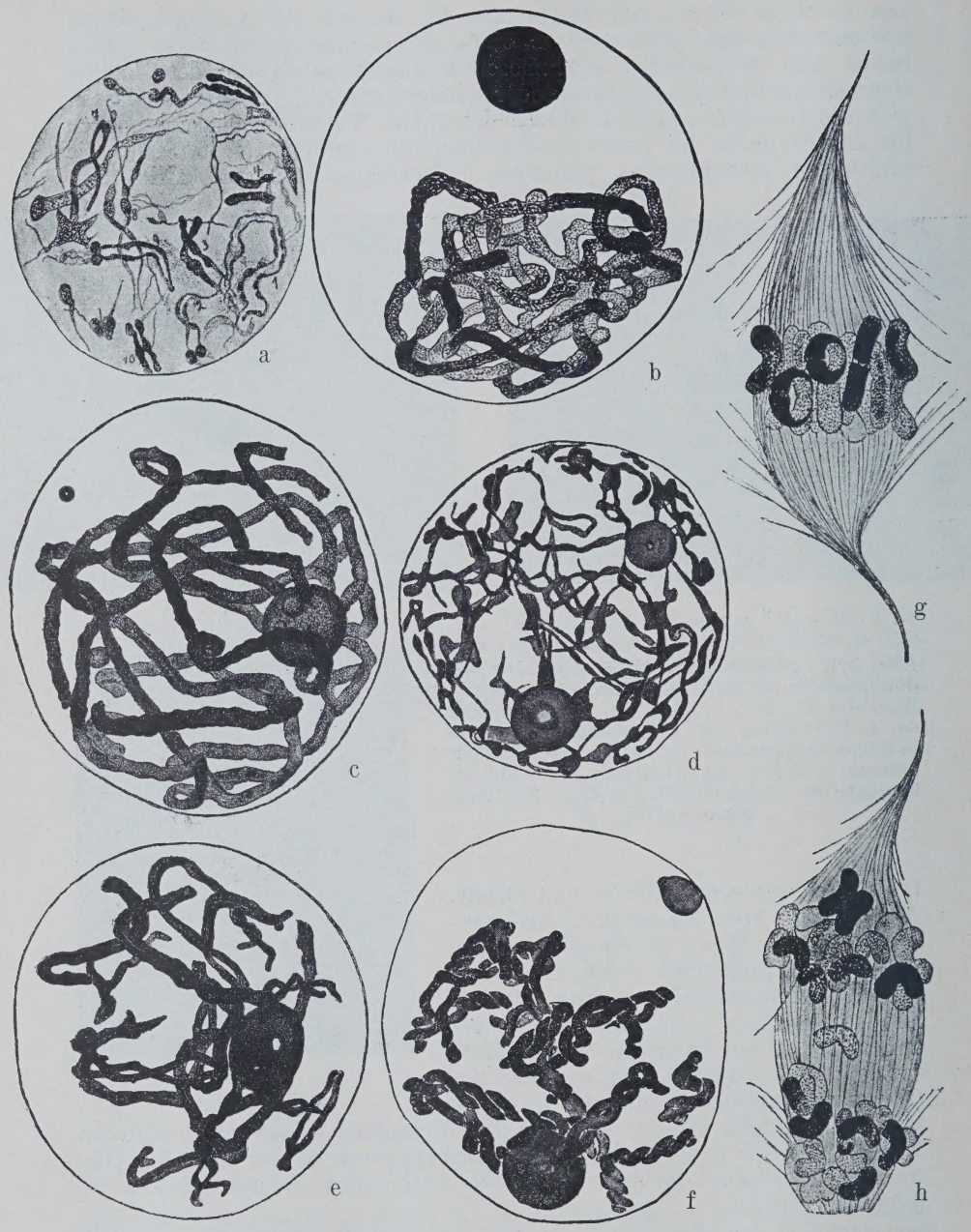


Abb. 392. Reduktionsteilung von *Adoxa moschatellina*. a Leptonema, beginnende aber noch lange nicht durchgeführte Annäherung der Fadenzüge. b Synapsis. c Auflockerung des Fadenwerkes, ein kontinuierliches Pachynema. d Pachynema, das den ganzen Kernraum ausfüllt. e Längsspaltung des Pachynema. f Starke schraubige Drehung der beiden Paarlinge umeinander. g, h Erste Reifeteilung. Vergr. 1800fach. Nach Lagerberg aus Tischler.

der Bastard 57 Chromosomen besitzt, darunter 2 große, ein etwas größeres XZ- und ein etwas kleineres X-Chromosom. Seiler konnte nun zeigen, daß bei der Reifung der Ei- und Samenzellen des Bastardes 28 Tetraden (richtiger Gemini) auftreten, wobei stets das große XZ- mit dem X-Chromosom konjugiert und eine inäquale Tetrade bildet, und daß außerdem noch das kleine Z-Chromosom der 29er Rasse dieser großen

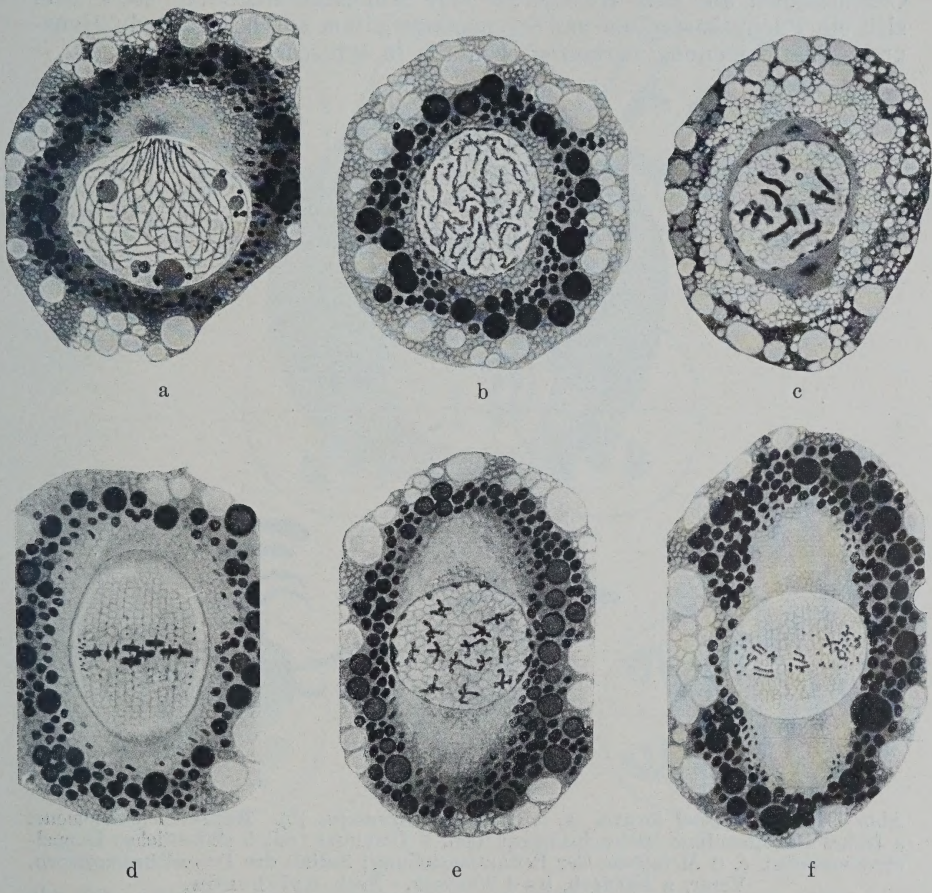


Abb. 393. *Actinophrys sol.* Reduktionsvorgänge. Längsschnitte durch einzelne Gameten. a Höhepunkt des Bukettstadiums (Centrosphäre mit Strahlung!). b Frühes Strepsitän. c Diakinese (in den Centrosphären liegen schwärzbare Verdichtungen). d Metaphase der Reduktionsteilung. e Interkinese; die Centrosphären sind wieder sichtbar. f Frühe Metaphase der Äquationsteilung. Die dunklen Kugeln sind osmiertes Reservefett (auf c gelöst!). Vergr. 1950fach. Nach Bělař.

Tetrade anhängt (Abb. 391 a, b). Bei der ersten Reifeteilung, die hier die Reduktionsteilung ist, geht nun normalerweise das XZ-Chromosom nach der einen Seite, nach der anderen Seite das X und das davon getrennte Z (Abb. 391 c). Dementsprechend haben wir in den Äquatorialplatten der 2. Reifeteilung der Samenzellen 29 Chromosomen, darunter das X, in der anderen Hälfte zählt man 28 Chromosomen, darunter das größere XZ. Mit diesem Resultat scheint uns die Kon-

jugation homologer väterlicher und mütterlicher Chromosomen und ihre Verteilung durch die Reduktionsteilung einwandsfrei bewiesen.

Bei vielen pflanzlichen Objekten verläuft die Reduktion wie bei der Spermatogenese von *Tomopteris;* nur fehlt fast immer das Bukettstadium, welches wahrscheinlich durch die synaptische Verklumpung entstellt ist (Abb. 392). Auch hier findet beim Herausdifferenzieren der Chromosomen aus dem Kerngerüst eine Aneinanderlagerung statt, dem sich ein Pachytänstadium und Strepsinämstadium anschließt. Reduktions- und Äquationsteilung verlaufen ebenfalls in typischer Weise.

Abb. 394. *Karyolysus lacazei* (a, c, d) und *bicapsulatus* (b). Reduktionsphänomene. a frühes Bukettstadium (Befruchtungsspindel), b Diakinese (mit 5 einheitlichen Doppelchromosomen), c, d Metaphase der Reduktionsteilung; Zerfall der Doppelchromosomen. Vergr. a 1800fach, b–d 2500fach. Nach Reichenow.

Es ist nun von ganz besonderem Interesse, daß die prinzipiell wichtigen Stadien in neuester Zeit in der gleichen Weise auch bei den Reifeerscheinungen bei den Protozoen nachgewiesen werden konnten, für die man früher viel einfachere Verhältnisse angenommen hatte. Die neuen Befunde sind um so bedeutungsvoller, als sie in gleicher Weise sowohl bei Formen mit gametischer Reduktion als auch bei solchen mit zygotischer erhoben wurden. Ersteres ist der Fall bei *Actinophrys sol,* wo von Bělař die Reifeteilungen genau studiert worden sind (Abb. 393). Nach der progamen Teilung gehen die Kerne in ein typisches Bukettstadium über; wenn auch eine Parallelkonjugation der Chromosomen nicht einwandfrei bewiesen werden konnte, so ließ sie sich doch sehr wahrscheinlich machen. Es folgt auf das Bukett-

stadium ein Pachytänstadium, das in ein typisches Strepsitänstadium übergeht. Aus dem Diakinesestadium treten die Chromosomen in der reduzierten Zahl 22 in die Metaphase der ersten Reifeteilung. Die Doppelnatur derselben ist meist nur an einer kleinen Lücke im Inneren oder einem kleinen Spalt zu erkennen. Die erste Teilung ist die Reduktionsteilung, welche die konjugierten Chromosomen wieder trennt; die zweite die Äquationsteilung.

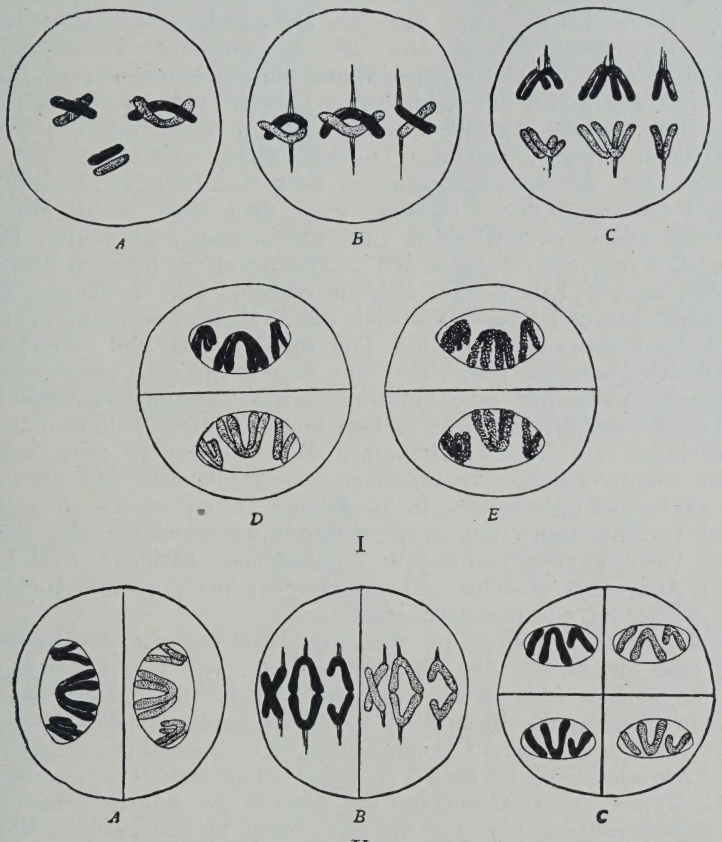


Abb. 395. I Schema der Reduktionsteilung. a Diakinese; b Lagerung der Chromosomen in der Metaphase; c desgl. in der Anaphase, dabei ist die für den zweiten Teilungsschritt bestimmte Längsspaltung deutlich geworden; d Chromosomen in den Dyadenkernen. — II Schema der Äquationsteilung. a Die Längsspaltung ist in der Prophase wieder sichtbar geworden; b Trennung der Spalthälften; c Tetradenkerne. Nach Grégoire aus Goldschmidt.

Eine zygotische Reduktion ist durch die Untersuchungen von Dobell und Reichenow bei Coccidien nachgewiesen worden. Nach der Kernverschmelzung tritt in dem Synkaryon ein langgestreckter Chromatinknäuel auf, ein Stadium, das früher als sog. „Befruchtungsspindel" beschrieben wurde und allgemein verbreitet ist. Wie die neuen Untersuchungen wahrscheinlich gemacht haben, handelt es sich um ein modifiziertes Bukettstadium, in dem bei *Caryolysus* die fünf Paare

deutlich verschieden großer Chromosomen sich parallel aneinanderlegen (Abb. 394). Durch ständige Verkürzung verwandeln sich die Chromosomen dieses Knäuels in Doppelchromosomen, die nun in der Haploidzahl in die erste Reduktionsteilung eintreten. Die erste Teilung zerlegt die konjugierten Chromosomen, so daß alle folgenden Kernteilungen die haploide Chromosomenzahl aufweisen.

Auch sonst finden sich bei Protisten vielfach Anzeichen von synaptischen Phänomenen vor den Reifeteilungen. So kann wohl mit Recht das sog. Sichelstadium, das die Mikronuklei konjugierender Infusorien vor dem Eintritt in die Reifeteilung durchlaufen, als eine Modifikation eines Bukettstadiums angesprochen werden. Im einzelnen sind allerdings die Verhältnisse sowohl bei den Infusorien wie den meisten übrigen Protisten noch nicht genauer geklärt, was bei den geringen Dimensionen der Objekte nicht weiter zu verwundern ist. Trotz der geringen Kenntnisse über die feineren Vorgänge bei den Reifeteilungen der Protisten darf man aber wohl mit Recht aus der geradezu verblüffenden Übereinstimmung, die einige Fälle in neuester Zeit mit den synaptischen Phänomenen bei höheren Tieren und Pflanzen ergeben haben, den Schluß ziehen, daß in dieser übereinstimmenden Art und Weise, wie sich die Reduktionsvorgänge bis in die feinsten Einzelheiten hinein bei Tieren, Pflanzen und verschiedenen Gruppen der Protisten vollziehen, eine allgemeine Gesetzmäßigkeit sich kundtut und nicht nur eine zufällige morphologische Ähnlichkeit vorliegt. Diese Gesetzmäßigkeit offenbart sich vor allen Dingen darin, daß gewissermaßen als letzter Akt einer Befruchtung je zwei homologe, einander entsprechende Chromosomen, ein väterliches und ein mütterliches, paarweise miteinander in Beziehung treten (eventuell ganz miteinander verschmelzen) und dann entweder unverändert, oder aber, wie gewisse Vererbungserscheinungen anzunehmen nötigen, nach gegenseitigem Austausch einzelner Chromomerengruppen in der Reduktionsteilung wiederum auseinanderweichen.

Nicht in allen Fällen ist die erste Reifeteilung die Reduktionsteilung und die zweite die Äquationsteilung, wie das Grégoire annimmt (s. Schema Abb. 395). Einwandfrei entschieden kann die Frage, in welcher Teilung die Reduktion vollzogen wird, nur dort werden, wo sich die konjugierenden Chromosomenpaare irgendwie unterscheiden. Also bei *Phragmatobia* (s. oben), einigen Orthopteren (Carothers) und dem XY-Typus der Geschlechtschromosomen. In manchen dieser Fälle hat es sich herausgestellt, daß die Reduktion in der zweiten Reifungsteilung vollzogen wird (z. B. *Lygaeus*, s. Abb. 401 S. 483).

Besondere Beachtung verdienen schließlich die Reduktionsvorgänge bei der Parthenogenese. Bei habloider Parthenogenese spielen sie sich in normaler Weise ab. Bei diploider dagegen treffen wir eine große Mannigfaltigkeit. Zwar werden auch hier Reifeteilungen vollzogen, doch findet sich vielfach nur eine. Dabei kann eine vorherige Pseudoreduktion sowohl unterbleiben als auch eintreten. Im ersteren Fall vollzieht sich natürlich die eine Reifeteilung ohne Reduktion. Aber auch im letzten kommt es trotzdem zu keiner Reduktion, was dadurch zustande kommt, daß zwar das Bukettstadium und die synaptischen Phänomene (z. B. bei Copepoden, Ostracoden und Schmetterlingen) in ähnlicher Weise wie bei normalen befruchtungsbedürftigen haploiden Eiern erfolgen, daß aber frühzeitig die konjugierten Chromosomen auseinanderfallen, so daß sie völlig getrennt in die Äquatorialplatte der

ersten Reifungsteilung eintreten, in der dann sofort die Äquationsteilung sich abspielt.

Daraus geht hervor, daß der Zusammenhang zwischen Reduktion und Befruchtung keineswegs einen einfachen Kausalnexus darstellt, da

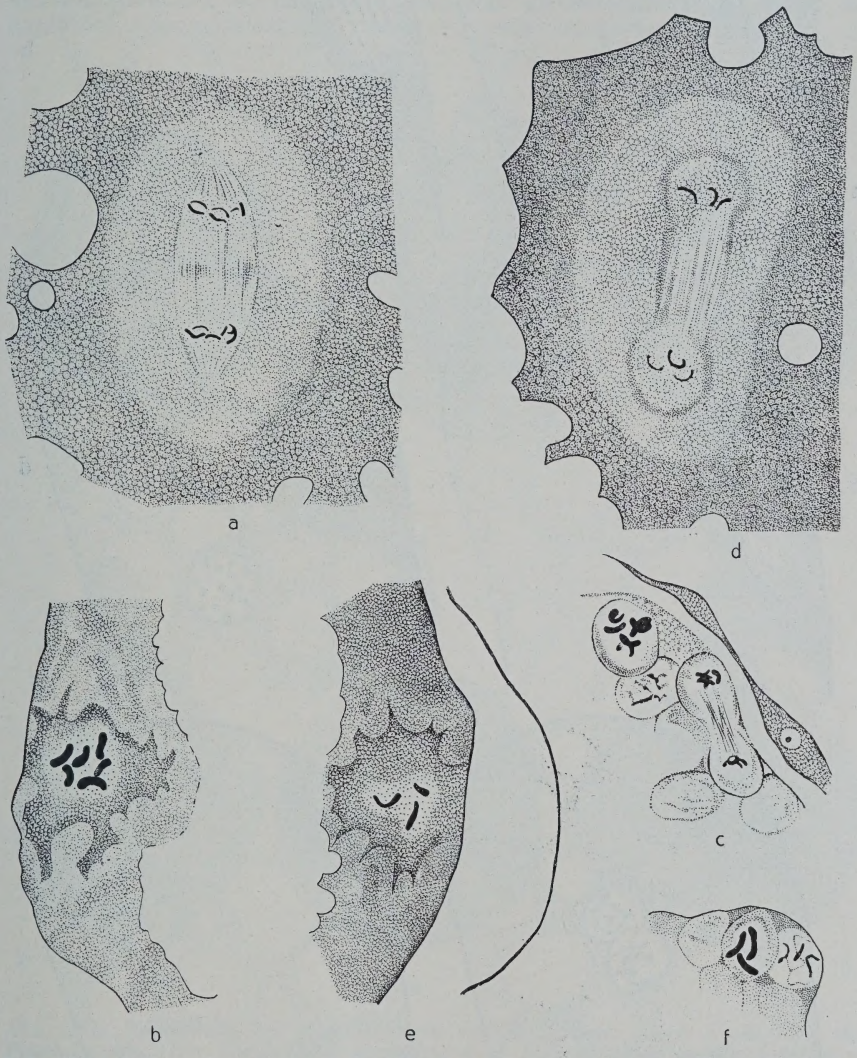


Abb. 396. *Tetranychus bimaculatus*. Haploide Parthenogenese. a Erste Furchungsteilung eines ♀ mit 6 Chromosomen in der Anaphase. b Blastodermmitose desselben mit 6 Chromosomen. c Oogonienteilung, 6 Chromosomen. d Erste Furchungsteilung eines ♂, Anaphase, 3 Chromosomen. e Blastodermmitose eines solchen. f Spermatogonienmitose mit 3 Chromosomen. Vergr. 1800fach. Nach F. Schrader.

ja bei diploider Parthenogenese keine eigentliche Reduktion erfolgt. Die Reduktion ist bei den Tieren mit der Gametenbildung so fest verknüpft, daß sie auch dort auftritt, wo sie sozusagen nichts zu tun hat. Noch deutlicher tritt dies bei der Spermatogenese haploider ♂ zutage (siehe

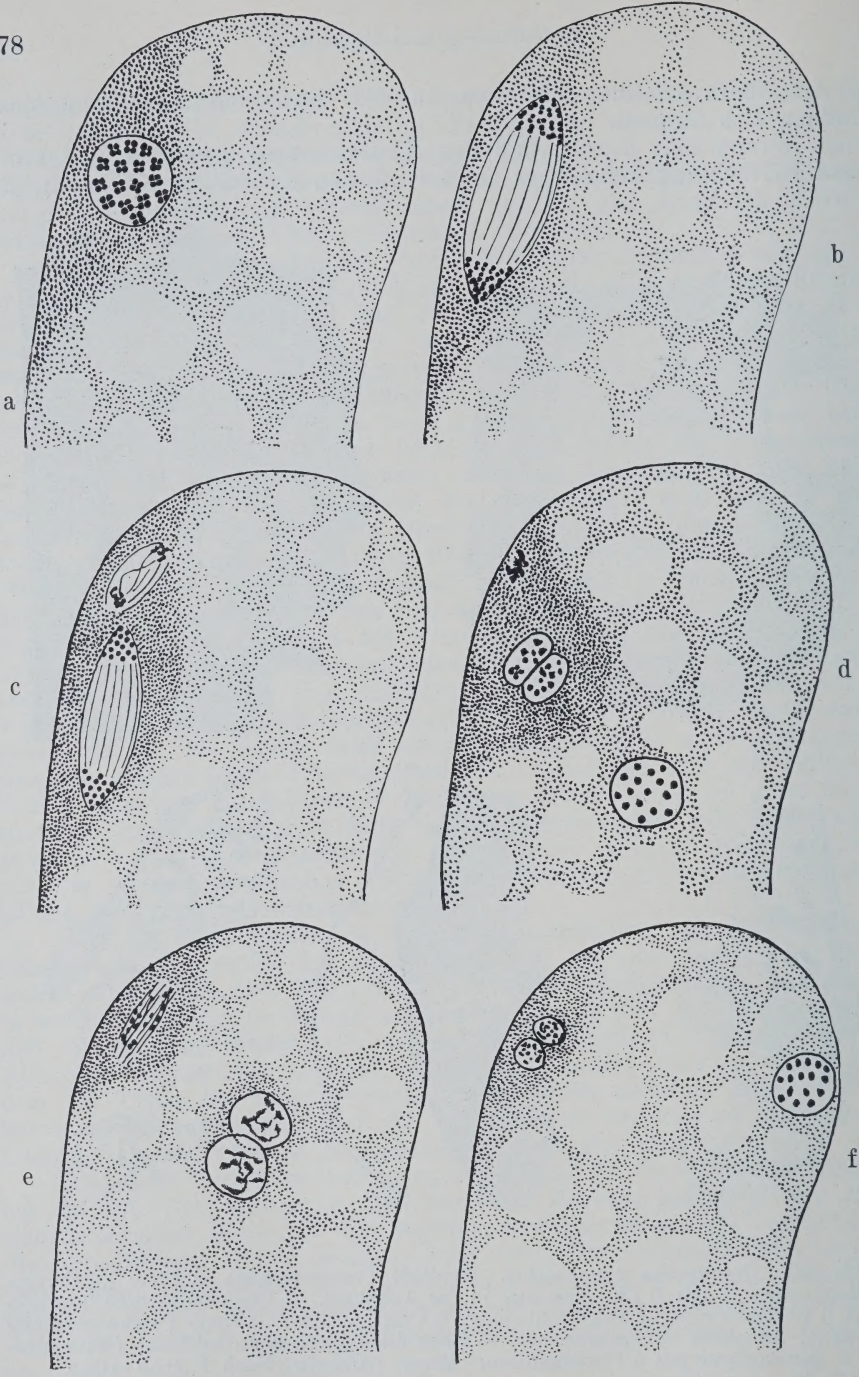


Abb. 397. Reifeteilungen des Bieneneies. a Unreifer Eikern mit 32 Chromosomen = 16 Tetraden. b Erste Reifeteilung (Reduktion), Teilung in 16 geteilte Chromosomen, Dyaden. c Zweite Reifeteilung, Teilung in 16 Einzelchromosomen, darüber Teilung des 1. Reduktionskernes. d Reifes Ei mit aufgeblähtem Eikern (16 Chromosomen) und 3 Reduktionskernen. e Befruchtetes Ei (in der Mitte die beiden Pronuklei, oben links verschmelzende Reduktionskerne. f Parthenogenetisches haploides Drohnenei. Frei nach Nachtsheim.

unten). Denn hier läßt sich mit aller Bestimmtheit behaupten, daß die Voraussetzung einer Reduktion, das Vorhandensein zweier Genome fehlt.

In Fällen von haploider oder generativer Parthenogenesis tierischer Eier, deren bekanntestes Beispiel die Honigbiene ist, werden beide Reduktionsteilungen durchgeführt, und das Ei entwickelt sich dann mit haploider Chromosomenzahl. Hier ist, wie schon früher erwähnt, die

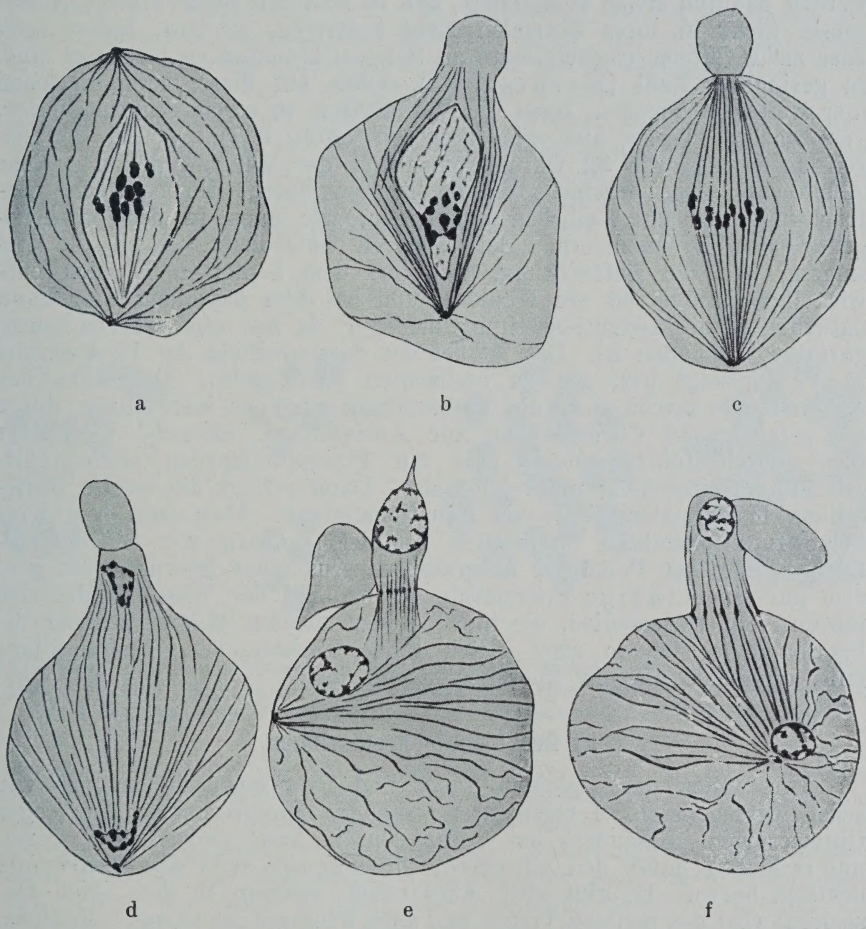


Abb. 398. Reifeteilung der Spermatocyten der Honigbiene. a—c Ausstoßung einer Plasmaknospe. Der Kern bleibt ungeteilt. d—f Bildung einer zweiten Polzelle mit Kern. Daneben der erste kernlose Polkörper. Nach Meves.

Parthenogenese mit der Geschlechtsbestimmung verbunden, indem die haploid-parthenogenetischen Eier zu Männchen werden. Bei der Samenreifung dieser Tiere unterbleibt dann die Reduktionsteilung, was ja in Anbetracht des Vorhandenseins nur eines Chromosomensatzes verständlich ist. Einen der einfachsten Fälle dieser Art hat neuerdings Schrader bei einer Spinnmilbe, *Tetranychus bimaculatus*, beschrieben. Die befruchteten Eier sind diploid und haben sechs Chromosomen

(Abb. 396a). Auch die Oogonien zeigen die diploide Chromosomenzahl (c). Das parthenogenetische Ei entwickelt sich dagegen mit der haploiden Chromosomenzahl 3, und auch alle Zellen des sich entwickelnden männlichen Embryos sowie die Spermatogonien zeigen die einfache Chromosomengarnitur (Abb. 396 d—f).

Genau so liegen die Verhältnisse auch bei der Honigbiene. Hier ist allerdings die Chromosomenzahl eine größere, und die Verhältnisse werden dadurch etwas kompliziert, daß in manchen Stadien die Chromosomen nicht in ihrer normalen Zahl auftreten, sondern, indem zwei oder mehr Chromosomenelemente zu Sammelchromosomen vereinigt sind, in geringerer Zahl (Nachtsheim). Ohne auf diese Komplikationen hier weiter einzugehen, seien die Verhältnisse in etwas schematisierter, vereinfachter Weise hier wiedergegeben (Abb. 397). — Bei der Eireifung werden die 32 Chromosomen auf die Hälfte reduziert (siehe Abbildung). Das geschieht sowohl in den Eiern, die nach der Befruchtung sich zu Weibchen entwickeln, wie auch in den parthenogenetischen Drohneneiern. Bei letzteren unterbleibt jedoch die Besamung und die Befruchtung. Die aus dem haploiden Ei sich entwickelnde Drohne ist ein Haplont, und bei dem haploiden Tier kann natürlich keine Reduktionsteilung erfolgen, da nur eine Chromosomengarnitur vorhanden ist. Das ist bei der Samenreifung der Drohne, wie Meves gezeigt hat, gut zu beobachten (Abb. 398). Der Kern der Spermatocyte macht zwar die Vorbereitung zu einer Kernteilung durch (es gelangen 16 Chromosomen zur Ausbildung). Dieselbe wird aber nicht durchgeführt, sondern nur ein Plasmaklümpchen abgeschnürt. Die erste Reifeteilung unterbleibt also. Dann erfolgt die zweite Reifeetilung in normaler Weise als Äquationsteilung. Aber auch hier wird keine funktionsfähige Spermatide gebildet, sondern wie bei der Eireifung eine Art Polkörper ausgestoßen. Aus einer Spermatocyte geht also nur eine einzige Spermatide hervor. Bei der Wespe findet sich insofern ein Unterschied, als hier bei der zweiten Reifungsteilung die Spermatocyte sich in zwei gleich große Tochterzellen (Spermatiden) teilt, die beide sich in Spermien umwandeln.

b) Geschlechtschromosomen.

Die Zellen der diploiden Tiere und Pflanzen besitzen, wie wir schon wissen, stets 2 Garnituren einander entsprechender homologer Chromosomen. Besonders bei Vorhandensein von Größen- und Formunterschieden unter den einzelnen Chromosomen tritt das scharf und deutlich hervor. Es gibt aber Ausnahmen, insofern in dem einen Geschlecht (bei den meisten Tieren und auch Pflanzen ist es das männliche, bei Vögeln und Schmetterlingen das weibliche) eine ungerade Zahl sich findet, also ein Chromosom nur in der Einzahl vorhanden ist, keinen Partner besitzt. In dem anderen Geschlecht ist dagegen auch dieses Chromosom doppelt vertreten. Es sind dies die sog. X- oder Geschlechtschromosomen, die Henking zuerst beobachtet hat, deren Zusammenhang und Bedeutung für das Geschlecht aber erst durch Stevens und vor allem Wilson aufgeklärt worden ist. Außer dem eben geschilderten sogenannten XO- oder *Protenor*-Typus gibt es auch noch einen sogenannten XY-Typus; hier weist auch im männlichen Geschlecht das sonst in der Einzahl vorhandene X-Chromosom einen Partner auf, der aber durch Form und Größe von ihm verschieden ist. Von besonderem

Interesse ist natürlich das Verhalten dieses unpaaren resp. ungleichen Chromosomenpaares bei der Reduktionsteilung und Befruchtung, und daraus ergibt sich auch, wie wir sehen werden, seine Bedeutung für das Problem der Geschlechtsbestimmung. Wir wollen uns zunächst an einigen Beispielen mit den Tatsachen genauer vertraut machen.

Die Abb. 399 zeigt die Chromosomenverhältnisse von *Protenor*, einer Wanze, wonach der hier vorhandene Typ vielfach auch als *Protenor*-Typ bezeichnet wird. Im weiblichen Geschlecht finden sich 14 Chromosomen, darunter das besonders große und abweichend gestaltete X-Paar (d); das männliche Geschlecht besitzt dagegen nur 13 Chromosomen, darunter ein X-Chromosom ohne Partner (c). Bei der Reifeteilung der Eier enthält jedes Ei ein X-Chromosom, was ohne weiteres verständlich ist. Bei der Spermatogenese dagegen erhält nur die eine Hälfte der Spermatiden ein X-Chromosom, da in der Reduktionsteilung ganze Chromosomen verteilt werden, das unpaare Chromosom aber keinen Partner hat (a, b). Somit entstehen 2 Spermiensorten, solche mit 7 Chro-

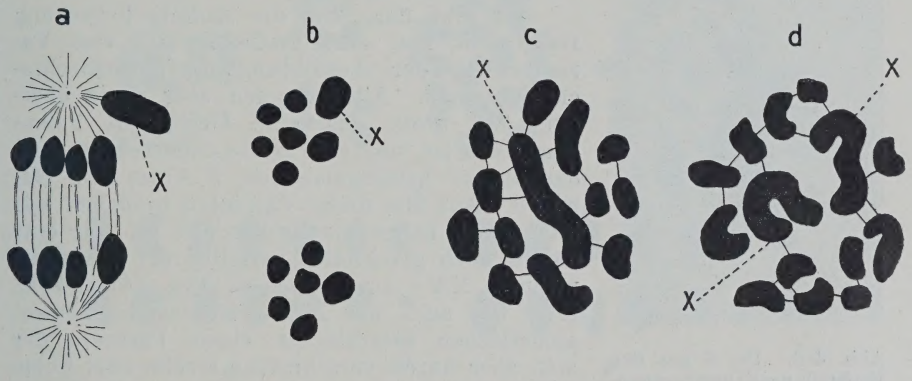


Abb. 399. *Protenor belfragei*. a Anaphase der 2. Spermatocytenteilung, b Tochterplatten derselben Teilung, c Äquatorialplatte einer Spermatogonie, d Äquatorialplatte einer Zelle aus dem Ovarium. *x* Geschlechtschromosom. Nach Wilson 1906.

mosomen (darunter 1 X-Chromosom) und solche mit 6 Chromosomen (ohne X-Chromosom). Da nun beide Arten von Spermien befruchtungstüchtig sind, so muß es 2 Sorten von befruchteten Eiern, und dementsprechend, da die Chromosomenindividuen durch alle Zellteilungen erhalten bleiben, auch 2 Sorten von sich daraus entwickelnden Embryonen geben, nämlich solche, die vom Ei wie vom Spermium einen vollen Satz von 7 Chromosomen bekommen haben, also zusammen 14 Chromosomen besitzen (darunter 2 X-Chromosomen), und solche, die aus einem Ei entstanden sind, das von einem Spermium ohne X-Chromosomen befruchtet wurde. Letztere besitzen nur 13 Chromosomen (mit nur einem X-Chromosom). Wie eingangs erwähnt, haben aber die Zellen der Weibchen durchgehend die gerade Chromosomenzahl 14 mit 2 X-Chromosomen, während den Männchen ein X-Chromosom fehlt (13 Chromosomen). Daraus ergibt sich ohne weiteres der Zusammenhang der Chromosomen mit der Geschlechtsbestimmung. Eier mit 2 X-Chromosomen werden zu Weibchen, solche mit einem X zu Männchen, weshalb man Spermien mit X-Chromosomen als Weibchenbestimmer, solche ohne X-Chromosom als Männchenbestimmer bezeichnen kann.

Man nennt das Geschlecht, das bei der Reduktionsteilung infolge der Verschiedenheit der Chromosomengarnituren 2 Sorten von Gameten bildet, das heterogametische, das andere das homogametische. In unserm Beispiel ist das männliche Geschlecht das heterogametische.

Daß in der soeben geschilderten Weise ein Zusammenhang zwischen der Geschlechtsbestimmung und den Geschlechtschromosomen besteht, ist für eine große Anzahl von Organismen in neuerer Zeit mit Sicherheit festgestellt. In einzelnen Fällen konnte die Geschichte der Chromosomen in sämtlichen wichtigen Stadien, in der männlichen wie der weiblichen Entwicklung, verfolgt werden, so z. B. von Mulsow bei dem Nematoden *Ancyracanthus cystidicola*. Da hier die 4 Spermatiden durch ein Spermatophor verbunden bleiben und in diesem Zustand isoliert werden können, läßt sich die Entstehung der 2 Spermiensorten mit 6 und mit 5 Chromosomen außerordentlich klar illustrieren, wie die Abb. 400 zeigt.

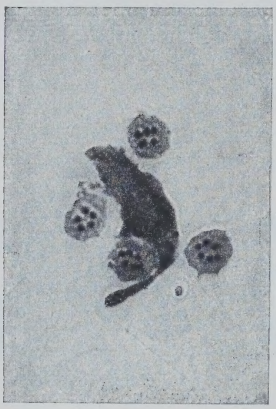


Abb. 400. Die 4 aus den Reifeteilungen hervorgegangenen Spermatiden (am Cytophor befestigt) von *Ancyracanthus cystidicola*. Nach Mulsow aus Goldschmidt.

Es gibt nun, wie die weitere Forschung festgestellt hat, eine große Anzahl von Varianten in der Ausbildung der Geschlechtschromosomen. Alle stimmen aber darin überein, daß stets das eine Geschlecht homogametisch ist, nur eine Sorte Gameten erzeugt, das andere heterogametisch, 2 Arten von Gameten. Auf alle diese Varianten brauchen wir hier nicht näher einzugehen, es sei nur eine davon noch geschildert, nämlich der schon erwähnte XY- oder *Lygaeus*-Typ (Abb. 401). Hier hat auch das X-Chromosom des heterogametischen Geschlechts einen Partner, der sich aber durch verschiedene Größe oder Form sichtbar auszeichnet. Sonst ist das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei der Reduktionsteilung im Prinzip dasselbe, wie das des XO-Typus, wie die beigefügte Abb. 401 ohne weiteres erkennen läßt. Das heterogametische Geschlecht bildet 2 Sorten von Spermien wovon eine das X-Chromosom, die andere das Y-Chromosom erhält. Die Befruchtung der ersteren ergibt wiederum das homogametische weibliche Geschlecht mit 2 X-Chromosomen, die der letzten Sorte das heterogametische männlich Geschlecht mit den XY-Chromosomen.

Die Tatsachen der cytologischen Forschung stimmen überein mit den Ergebnissen der Vererbungsversuche über geschlechtsgebundene Vererbung. Diese Art der Vererbung ließ sich in befriedigender Weise erklären durch die Annahme, daß gewisse Anlagen im X-Chromosom lokalisiert sind. Nun hatte die Analyse der geschlechtsgebundenen Vererbung bei gewissen Schmetterlingen, lange bevor das Vorhandensein von Geschlechtschromosomen bei Schmetterlingen überhaupt nachgewiesen war, den Schluß notwendig gemacht, daß hier, nicht wie sonst das männliche, sondern das weibliche Geschlecht das heterogametische sein müßte. In der Tat konnte Seiler später auch den cytologischen Nachweis erbringen.

Auch bei manchen Blütenpflanzen war durch Correns schon sehr frühzeitig der Nachweis erbracht worden, daß das männliche Geschlecht heterozygot sein müsse. Während bis in die jüngste Zeit bei Pflanzen überhaupt keine Geschlechtschromosomen aufgefunden wurden, ist ihr Nachweis in den letzten Jahren in einer Anzahl von Fällen einwandfrei gelungen, wie z. B. die Abb. 402 von *Melandrium* beweist, die im männlichen Geschlecht den XY-Typus erkennen läßt.

Auch bei komplizierteren Fortpflanzungsverhältnissen, wie z. B. bei der Heterogonie, dem Wechsel von parthenogenetischen und getrenntgeschlechtlichen Formen der Blattläuse, hat es sich gezeigt, daß Geschlechtschromosomen vorhanden sind und ihr Verhalten mit dem komplizierten Fortpflanzungswechsel im Einklang steht. Wie bekannt, ent-

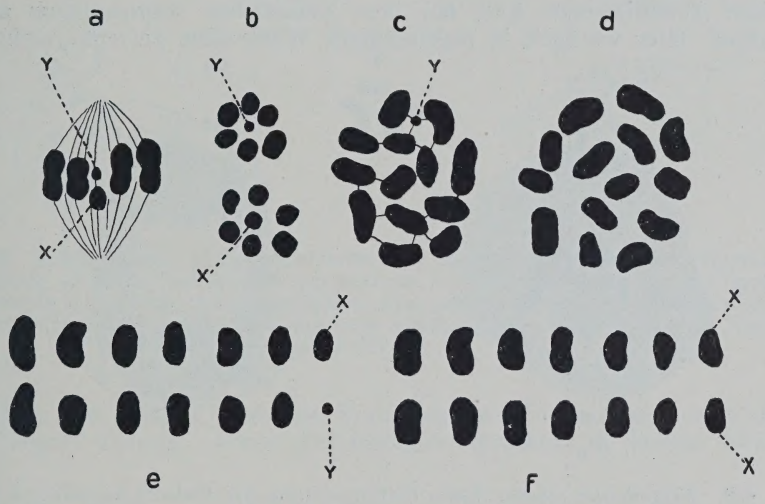
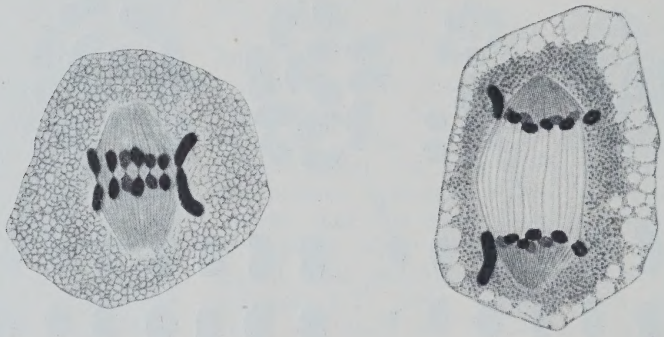


Abb. 401. *Lygaeus turcicus*. a Zweite Spermatocytenteilung, b Tochterplatten derselben Teilung, c Äquatorialplatte einer Spermatogonie, d Äquatorialplatte einer Ovogonie, e die Chromosomen von c in Paaren angeordnet, f die Chromosomen von d ebenso angeordnet. *x* größeres, *y* kleineres Geschlechtschromosom. Aus Schleip nach Wilson 1906.

stehen aus dem befruchteten Dauerei der Blattläuse parthenogenetische Weibchen, die sich durch diploide Parthenogenese vermehren. Diese Weibchen haben eine gerade Chromosomenzahl, darunter 2 X-Chromosomen, so z. B. bei *Aphis saliceti* 6 (Abb. 403 g, h). Da bei der diploiden Parthenogenese die Reduktionsteilung unterbleibt, so sind dementsprechend sämtliche Weibchen gleich, also homogametisch. Die Männchen dagegen besitzen 5 Chromosomen und sind heterogametisch (Abb. 403 a). Bei der Reifung der weiblichen und männlichen Geschlechtszellen entstehen im Verlauf der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung dementsprechend Eier mit 3 Chromosomen und zweierlei Spermien, solche mit 2 und solche mit 3 Chromosomen (Abb. 403 e). Diejenigen Spermatiden, die nur 2 Chromosomen erhalten, gehen hier aber zugrunde, so daß nur die 3 chromosomenhaltigen Spermien zur Befruchtung gelangen, dementsprechend aus den Dauereiern nur die oben erwähnten Weibchen

mit 2 X-Chromosomen entstehen. Nun treten aber nach einer Anzahl von diploid parthenogenetischen Weibchen im Entwicklungszyklus der Blattläuse ebenfalls auf parthenogenetischem Wege auch wieder Männchen auf. Die Frage ist nun, wie aus einem diploiden Ei mit 2 X-Chromosomen (6 Chr.) durch diploide Parthenogenese wieder ein Männchen mit 5 Chromosomen sich entwickeln kann. Während dies für unser Beispiel *Aphis* noch nicht genauer festgestellt ist, ist es von Morgan für eine *Phylloxera*-Art klargestellt worden. Bei der Bildung des einen Richtungskörpers der parthenogenetischen Männcheneier gelangt stets das X-Chromosom ganz in den Richtungskörper, so daß an Stelle der weiblichen die männliche Chromosomenzahl zurückbleibt (Abb. 404).

Die cytologischen Tatsachen stimmen also mit dem Prinzip aufs beste überein. Dieselbe Übereinstimmung ergab sich auch in einem zweiten komplizierten Fall bei den Nematoden *Angiostomum nigrovenosum*. Hier wechselt in regelmäßiger Weise eine getrenntgeschlecht-



a b

Abb. 402. *Melandrium album*. Erste Reifungsteilung der Pollenmutterzelle. a Frühe und b späte Anaphase mit der Verteilung der XY-Chromosomen. Vergr. 3300fach. Orig. von Bělař.

liche Generation mit einer hermaphroditischen ab. Die Weibchen der getrenntgeschlechtlichen freilebenden Generation besitzen 12 Chromosomen und erzeugen reife Eier mit 6 Chromosomen, während die Männchen nur 11 Chromosomen enthalten und zweierlei Spermien erzeugen, solche mit 6 und mit 5 Chromosomen (Abb. 405 L, M). Doch gelangen nur die weibchenbestimmenden Spermien zur Befruchtung, was daraus hervorgeht, daß die nächste (parasitische) Generation 12 Chromosomen enthält. Diese ist zwar zwitterig, aber nach dem Bau ihres Körpers und der Geschlechtsorgane ein typisches Weibchen, und damit steht im Einklang, daß sie auch hinsichtlich der Chromosomenzahl den Charakter eines Weibchens aufweist (12 Chromosomen). Die Eier der Zwitter enthalten nach der Reifung 6 Chromosomen. Bei der Reifung der männlichen Geschlechtszellen, die zunächst auch 12 Chromosomen enthalten, werden zwar anfangs auch beide X-Chromosomen in typischer Weise verteilt, doch gelangt nur eines in den Kern der einen Spermatide, während das andere in dem beide Spermatiden verbindenden Plasmastrang liegen bleibt, so daß, trotzdem die chromosomalen Voraussetzungen

für eine Heterogametie nicht gegeben sind, zweierlei Spermiensorten, Männchen- und Weibchenbestimmer gebildet werden (Abb. 405 g—i).

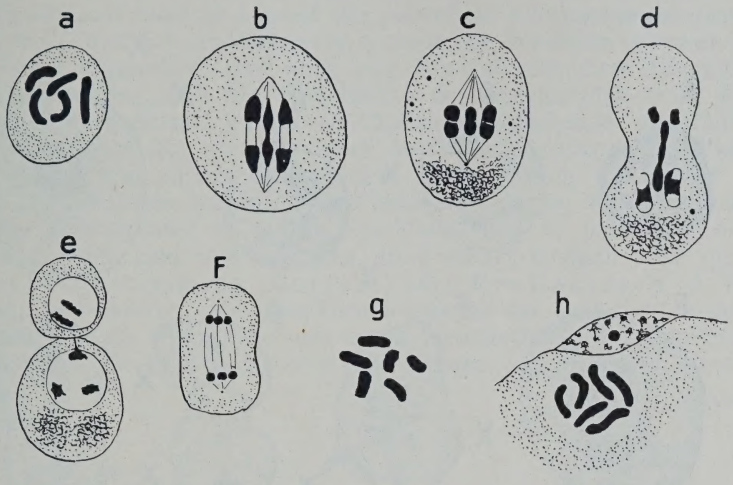


Abb. 403. *Aphis saliceti.* a Äquatorialplatte einer Spermatogonie, b—d erste Spermatocytenteilung, e große und kleine Spermatocyte 2. Ordnung, f Teilung der großen Spermatocyte 2. Ordnung, g Äquatorialplatte eines parthenogenetischen (Weibchen-)Eies, h Äquatorialplatte des Furchungskernes eines gleichen Eies. Nach W. B. von Baehr aus Schleip.

Auch hier stimmt also das Verhalten der Chromosomen mit den Erwartungen überein. Diese Erfahrungen sprechen in hohem Grade

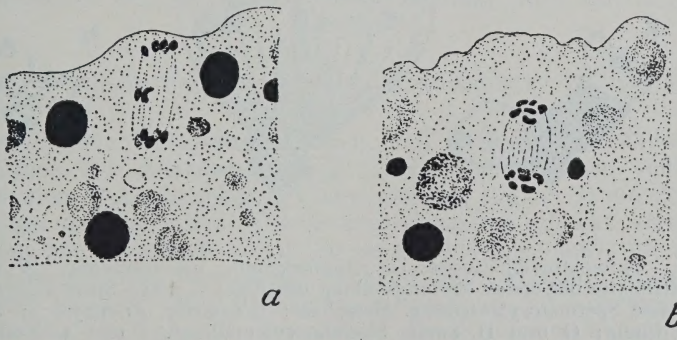


Abb. 404. Richtungskörperbildung im Männchen erzeugenden Ei von *Phylloxera* mit zwei nachhinkenden Chromosomen (Geschlechtschromosomen, die in den Richtungskörper gelangen) in der Mitte in der Spindel; b Richtungskörperbildung im Weibchen erzeugenden Ei von *Phylloxera.* Nach Morgan.

für die Annahme, daß auch hier die Geschlechtschromosomen mit dem Mechanismus der Geschlechtsbestimmung etwas zu tun haben. Im Gegensatz zu der herrschenden Meinung, daß die Geschlechtsbestimmung in

allen Fällen ausschließlich durch das Verhalten der Geschlechtschromosomen bedingt sei, scheint uns diese vorsichtige Ausdrucksweise notwendig. Denn gerade die beiden letzten Beispiele, die auf der einen

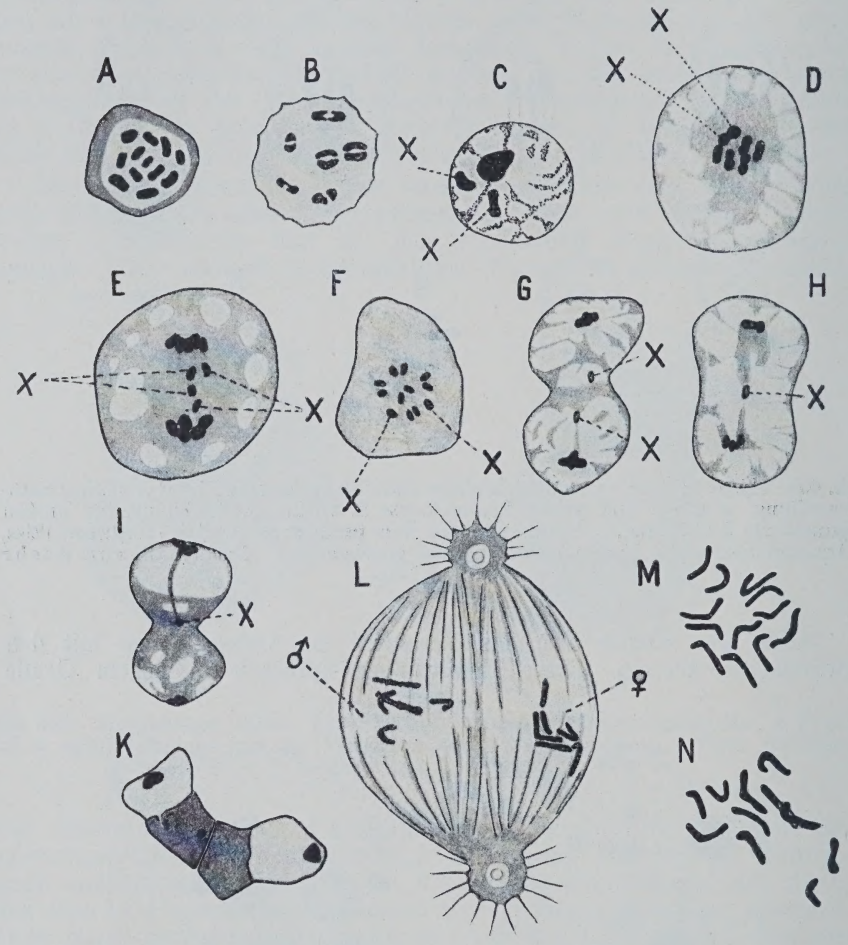


Abb. 405. Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum nigrovenosum*. A Ovogonie; B Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung des Eies; C junge Spermatocyte 1. Ordnung, D erste Spermatocytenteilung, Metaphase; E dasselbe, Anaphyse; F Spermatocyte 2. Ordnung; G und H zweite Spermatocytenteilung, I und K Ablösung der Spermien vom Restkörper, Ausstoßung des einen X-Elementes; L erste Furchungsteilung eines ♂ Embryos, Chromosomen der beiden Vorkerne (5 bzw. 6) gesondert; M Äquatorialplatte mit 12 Chromosomen aus einem ♀ Embryo; N dasselbe mit 11 Chromosomen aus einem ♂ Embryo. Nach Schleip 1911.

Seite in so klarer Weise zugunsten des Prinzipes sprechen, lehren auf der anderen Seite, daß es übergeordnete Faktoren in der Zelle resp. im Organismus geben muß, die den für das betreffende Geschlecht

charakteristischen Chromosomenbestand herbeiführen. Bei den Läusen haben die Männchen erzeugenden Eier den weiblichen Chromosomenbestand und es tritt eine im Einzelnen noch nicht aufgeklärte Abnormität der Reifeteilung ein, die bewirkt, daß das X-Chromosom aus dem Ei entfernt wird und somit der männliche Chromosomenbestand erreicht wird, und bei *Angiostomum* erzeugt ein Weibchen normale männliche Geschlechtszellen, und auch hier bewirkt erst eine Anomalie der Reduktionsteilung, daß die eine Hälfte der Spermatiden trotz des ursprünglich vorhandenen weiblichen Chromosomenbestandes zu Männchenbestimmern (ohne X) wird. Welcher Art diese übergeordneten Faktoren sind, wissen wir zurzeit noch nicht. Doch werden wir später sehen (s. S. 500), daß die eigentlichen Geschlechtsanlagen, die Potenzen, für beiderlei Geschlechter in jedem Geschlecht und in jeder Geschlechtszelle vorhanden sind und daß man diese scharf trennen muß von Geschlechtsbestimmern (Correns) oder Realisatoren (v. Wettstein), die bewirken, daß trotz Vorhandenseins der beiderlei Geschlechtspotenzen nur die Charaktere des einen Geschlechts zur Ausbildung gelangen. Die Geschlechtschromosomen können nur mit der Verteilung

a b c

Abb. 406. *Sphaerocarpus donnellii.* Chromosomensätze aus a einer ♀ Pflanze (mit großem X-Chromosom), b einer männlichen Pflanze (mit kleinem Y-Chromosom) und c einem hermaphroditen Sporophyten. Hier sichtbar das große X-Chromosom, das Y-Chromosom nicht im Präparat. Vergr. 3800fach. Nach Ch. A. Allen aus Tischler.

dieser Geschlechtsbestimmer (Geschlechtsrealisatoren) in Verbindung gebracht werden.

Auch andere Erfahrungen zeigen, daß in dem Heterochromosomenmechanismus der getrenntgeschlechtlichen höheren Tiere und Blütenpflanzen nicht das allgemeine Prinzip und der tiefste Grund der erblich festgelegten (genotypischen) Geschlechtsbestimmung erblickt werden kann, wozu man heute vielfach neigt. So sind neuerdings auch für diöcische Moose Geschlechtschromosomen nachgewiesen worden. Nach Allen findet man bei dem Moos *Sphaerocarpus* ein XY-Chromosomenpaar im diploiden Sporophyten, das durch die Reduktionsteilung bei der Sporenbildung auf den männlichen (Y) und weiblichen (X) Gametophyten verteilt wird (Abb. 406). Hier handelt es sich aber um einen wesentlich anderen Mechanismus als bei den Heterochromosomen der höheren Tiere und Blütenpflanzen. Während bei den letzteren das eine Geschlecht homogametisch, das andere heterogametisch ist und bei männlicher Heterogametie zwei X-Chromosomen für das weibliche, ein X für das männliche bestimmend sind, ist bei Moosen der doppelgeschlechtliche diploide Sporophyt gleichsam heterogametisch und die einfache

Aufspaltung bei der Reduktionsteilung liefert 4 Sporen, von denen 2 zu haploiden männlichen Moospflanzen mit dem Y- und 2 zu weiblichen mit dem X-Chromosom werden. Falls bei Moosen diese Heterochromosomen tatsächlich mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang stehen, was noch nicht sicher erwiesen, aber keineswegs unwahrscheinlich ist, so liegt hier ein wesentlich anderer, viel einfacherer Mechanismus vor, als in dem Heterochromosomenmechanismus der Tiere, der anders zu beurteilen und vermutlich nicht einmal als phylogenetische Vorstufe des letzteren zu betrachten ist.

Weitere Beobachtungen, die gegen eine übertriebene Bewertung der Bedeutung der Geschlechtschromosomen für das Geschlechtsbestimmungsproblem sprechen, werden wir später bei der Geschlechtsvererbung noch kennen lernen.

c) Gameten und Sexualität.

Wir sahen, daß bei hologamer Befruchtung die Gameten morphologisch in nichts von vegetativen gewöhnlichen Individuen verschieden sind. Nur ihr Schicksal ist ein anderes. Die vegetativen Individuen teilen sich, die sexuellen verschmelzen paarweise. Nur bei einer Merogamie kann man von einer geschlechtlichen Fortpflanzung sprechen, die demnach auch bei allen vielzelligen Organismen immer mit der Befruchtung verbunden ist. Wir haben nun bei der Schilderung der einzelnen Typen der Befruchtungsvorgänge auf die weite Verbreitung der morphologischon Isogamie bei Protozoen, Algen und Pilzen, und zwar nicht nur in Fällen von Holo-, sondern auch von Merogamie hingewiesen. Zugleich wurde auch betont, daß es keinem Zweifel unterliegen kann, daß die morphologische Geschlechtsdifferenz der Gameten von der Isogamie bis zur extremen Oogamie in den verschiedensten Protistengruppen sekundär selbständig zur Ausbildung gelangt ist.

Demgegenüber ist hervorzuheben, daß die neuere Forschung nicht nur bei merogamer Isogamie, sondern auch bei hologamer, bei der ja die Gameten sich von vegetativen Individuen morphologisch nicht unterscheiden, vielfach morphologische und cytologische Unterschiede, zum mindesten aber in weiter Verbreitung physiologische Geschlechtsunterschiede hat nachweisen können. Es sei noch einmal an die physiologische Verschiedenheit der Gameten von *Actinophrys* erinnert, an die sexuelle Verschiedenheit der morphologischen Isogameten der merogamen Gregarinen sowie der isogamen (hermaphroditen) Infusorien, bei denen sich die Geschlechtsdifferenz in dem Überwiegen der lokomotorischen Kernkomponente im männlichen Geschlecht zu erkennen gab. Bei den Foraminiferen liegt nach Schaudinn zum mindesten eine physiologische Geschlechtsdifferenz vor, da hier nur Gameten miteinander kopulieren, die von verschiedenen Eltertieren abstammen.

Für die Grünalge *Dasycladus claeviformis* und die Braunalge *Ectocarpus siliculosus* konnte man auf eine physiologische Geschlechtsdifferenz bei morphologischer Isogamie aus der lang bekannten Beobachtung schließen, daß auch hier nur Gameten kopulieren, die von verschiedenen Elterpflanzen abstammen (Berthold, Oltmans), eine Angabe, die neuerdings ausgedehnte Experimente als zu Recht bestehend erwiesen haben (Hartmann bei *Ectocarpus*). Ob es sich in

diesen beiden Fällen um eine genotypische Geschlechtstrennung handelt, ist noch nicht experimentell erwiesen. Bei *Ectocarpus siliculosus* sind die + und — Formen durch verschiedenes Verhalten während der Befruchtung direkt als männliche und weibliche zu erkennen, trotz morphologischer Gleichheit. Die weiblichen Gameten verlieren eher ihre Beweglichkeit, setzen sich fest und ziehen ihre Geißeln ein. Kommen

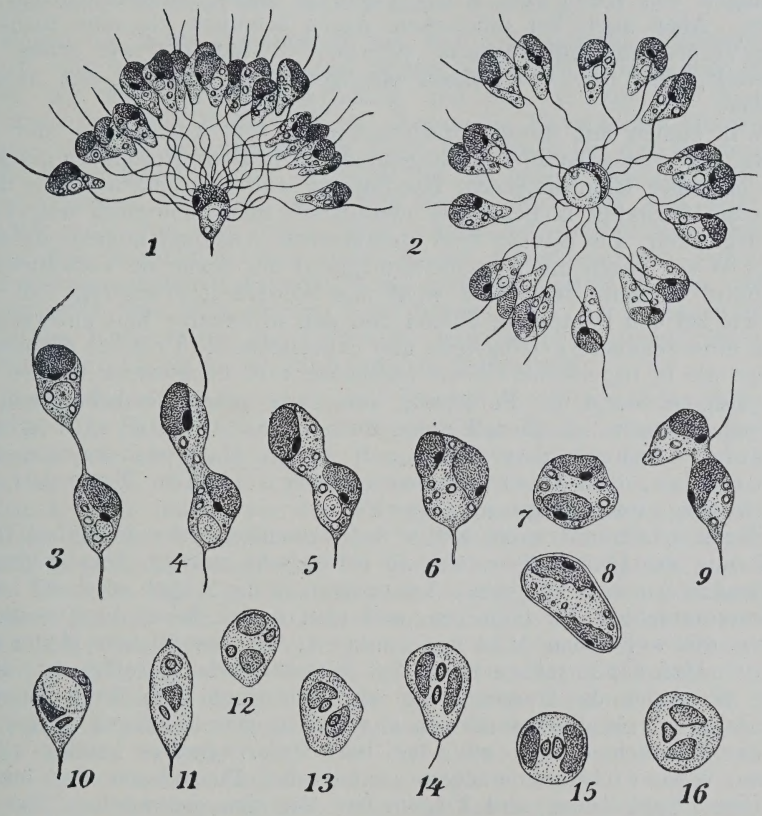


Abb. 407. Kopulation der Gameten bei *Ectocarpus siliculosus*. 1—9 nach dem Leben, 10—16 nach gefärbtem Material. 1 und 2 Befruchtungsgruppe von der Seite (1) und von oben (2) gesehen; 3—9 Verschmelzung der Gameten; 10 und 11 einzelne Gameten; 12—15 Zygoten mit den beiden Chromatophoren und Kernen; 16 Zygote mit Kopulationskern. Nach Berthold u. Oltmanns.

männliche Gameten dazu, so umschwärmen diese in großer Anzahl eine festsitzende weibliche Gamete, wie Spermien ein tierisches Ei. Ein männlicher Gamet nähert sich dann dem weiblichen und verschmilzt mit ihm, während die übrigen bald darauf die nun befruchtete Zygote verlassen (Abb. 407).

Ganz besonderes Interesse beanspruchen aber die Fälle von physiologischer Geschlechtsverschiedenheit bei morphologischer Isogamie, bei denen eine genotypische Geschlechtstrennung vorliegt, welche

durch die Reduktionsteilung herbeigeführt und konstitutionell durch alle vegetativen, agamen Fortpflanzungsakte streng festgehalten wird. Einen solchen Fall hat zuerst Blakeslee bei den Mucorineen aufgedeckt und man hat hier, da man keinen Anhaltspunkt hatte, welches der Geschlechter man als männlich oder weiblich bezeichnen soll, die verschiedenen Geschlechter nur mit dem Zeichen + und — gekennzeichnet. Bei Pilzen sind derartige Fälle, wie die weiteren Untersuchungen von Burgeff, Kniep gezeigt haben, außerordentlich verbreitet. Aber auch bei diöcischen Algen scheinen sie eine nicht geringe Verbreitung aufzuweisen. Schreiber hat sie, wie schon oben mitgeteilt, für die Volvocineen nachgewiesen, speziell das isogame *Gonium*.

Wir stehen mit diesen Untersuchungen erst am Anfang der Forschung, und Vieles ist hier noch genauer zu prüfen. Besonders die große Zahl isogamer Chlorophyceen, Konjugaten und Diatomeen ist in dieser Hinsicht überhaupt nicht, weder cytologisch noch biologisch untersucht. Die negativen, aus älterer Zeit stammenden Angaben können daher in keiner Weise gegen die Allgemeingültigkeit der sexuellen Verschiedenhit angeführt werden. Man darf wohl mit Sicherheit erwarten, daß auch hier wie bei den Protozoen, Pilzen und den in neuerer Zeit untersuchten Algen eine genauere cytologische und experimentelle Prüfung die meisten Formen als in irgendeiner Weise anisogam wird nachweisen können. Bei dem jetzigen Stand der Forschung kann man jedenfalls behaupten, daß wahrscheinlicherweise überall eine zumindestens physiologische Verschiedenheit der Gameten resp. Gametenkerne vorhanden ist, die mithin einen wesentlichen Zug der Befruchtungsvorgänge ausmacht.

Wenn wir nun fragen, worin das wesentliche der sexuellen Differenzierung der Gameten besteht, so ist es sehr schwer, darauf eine befriedigende Antwort zu geben. Am meisten in die Augen stechend ist der Größenunterschied der Gameten, und man nennt daher auch meist allgemein die weiblichen Makrogameten, die männlichen Mikrogameten. Daß damit jedoch nicht das Wesentlichste getroffen ist, zeigen Fälle, bei denen die Gameten, die wir unbedingt nach ihren sonstigen Eigenschaften als die männlichen ansprechen müssen, sogar größer sind als die weiblichen, wie wir das bei *Stylorrhynchus* kennen gelernt haben. Weit wichtiger erscheint daher das Überwiegen der lokomotorischen Funktionen und Organellen bei den männlichen, das der trophischen bei den weiblichen Gameten, was wir bei den gleich großen Gameten mancher Gregarinen schon wahrnehmen und gerade in der Gruppe der Gregarinen stufenweise bis zur extremen Oogamie von *Echinomera* und der Coccidien verfolgen können (vgl. 434). Klar zeigen das auch die Verhältnisse bei den scheinbar isogamen Infusorien, die nach den oben mitgeteilten Befunden von Prandtl bei der dritten Teilung der Mikronukleen Wanderkerne (♂) mit besonders starker Ausbildung der lokomotorischen Kernkomponente bilden. Man könnte demnach als wesentlichen Charakter der männlichen Zelle das Überwiegen der lokomotorischen Komponente ansehen.

Aber auch diese Formulierung stößt auf Schwierigkeiten, die heute noch nicht behoben werden können. Es fehlen nämlich nicht nur bei sicherem Nachweis physiologischer sexueller Unterschiede bei manchen Isogameten, sondern auch sogar bei den oogamen Befruchtungsvorgängen

der Phanerogamen und vieler Pilze jegliche morphologischen Anhaltspunkte in der gekennzeichneten Richtung. Wir müssen demnach zugestehen, daß das eigentliche Wesen der sexuellen Verschiedenheit bisher noch nicht genügend erschlossen ist. Nur so viel scheint sicher, und das ergibt sich auch aus den später zu besprechenden physiologischen Beobachtungen, daß auch die sexuelle Differenz mit zum Wesen der Befruchtung gehört und daß der eigentlich sexuelle Unterschied vor allem in einer Differenz der Kerne beruht.

Gegen die letzte Behauptung hat man zwar allerhand Gründe angeführt, vor allem Befunde, die zeigen sollen, daß auch das Protoplasma für die Geschlechtstrennung und das Wesen der sexuellen Differenzierung von Bedeutung sei. Gegen die Beweiskraft dieser Ausdeutung sprechen jedoch alle jene Fälle, bei denen bei der Befruchtung nur die Kerne beteiligt sind, entweder die von beiden Geschlechtern (wie bei der extremen Autogamie, z. B. von *Hypochnus* S. 457 Abb. 380) oder wenigstens die von nur einem, dem männlichen Geschlecht. Daß der letztere Fall tatsächlich, und zwar bei den verschiedensten Typen der Befruchtungsvorgänge vorkommt, kann nicht bezweifelt werden. Sowohl bei tierischer wie pflanzlicher Eibefruchtung als auch Gametangienkopulation, Konjugation der Infusorien und manchen pseudogamen Befruchtungsvorgängen ist er einwandsfrei festgestellt.

Einen Beweis dafür, daß die Kerne die Träger der sexuellen Potenzen wie der sexuellen Verschiedenheiten sind, liefern ferner die Erscheinungen der genotypischen Geschlechtsverteilung und -Vererbung, sowie auch die mancher phänotypischen Geschlechtsverteilung. Im vorigen Kapitel haben wir den Chromosomenmechanismus kennen gelernt, der bei der syngamen (durch Reduktion und Befruchtung bewirkten) Geschlechtsbestimmung der Tiere und Blütenpflanzen eine Rolle spielt. Derselbe läßt die Bedeutung der Kerne für die Ausbildung der sexuellen Tendenz ohne weiteres erkennen. Hier sei vor allem auch an die genotypische Geschlechtstrennung von *Gonium* und *Chlorogonium* erinnert (reine Haplonten) oder an die der Mucorineen (Diplohaplonten), bei denen die Reduktionsteilung, also die einzige Kernteilung, die ganze Chromosomenbestände verteilt, die prinzipielle Aufteilung der geschlechtlichen Tendenz bewirkt. Daß hier die Kerne und nur die Kerne die Träger der sexuellen Differenzierung sind, steht fest, wenn auch in vielen Fällen zum eigentlichen Auftreten der sexuellen Reaktionen das Protoplasma eine bestimmende Rolle spielen kann. Aber auch die rein phänotypische Geschlechtsverteilung der Infusorien läßt keinen anderen Schluß zu, als daß in einer ungleichen Beschaffenheit zweier Kerne die Geschlechtsdifferenzierung begründet ist; wird doch der schon haploide, aber hermaphrodite Mikronukleus durch die 3. Mikronukleusteilung in einem männlichen und einen weiblichen Kern aufgeteilt und wandert doch bei dem folgenden Kernaustausch in der Regel nur der männliche Kern ohne Protoplasma über.

Auf die Frage, in welchen Kernstrukturen die eigentlichen geschlechtlichen Potenzen gelagert sind, und wodurch die geschlechtliche Verschiedenheit bewirkt wird, müssen wir heute die Antwort erst recht schuldig bleiben. Nur so viel läßt sich auf Grund der später zu besprechenden Erscheinungen der Geschlechtsvererbung und der Physiologie der Befruchtung sagen, daß aller Wahrscheinlichkeit nach die

Gesamtheit des Chromosomenbestandes eine Rolle spielt. Zwar werden von vielen Biologen die Geschlechtschromosomen, denen unzweifelhaft eine große Bedeutung für den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung bei getrenntgeschlechtlichen höheren Tieren und Pflanzen zukommt, als die Träger der Sexualpotenzen angesprochen. Wir haben jedoch im vorigen Kapitel bereits Gründe kennen gelernt, die uns nötigen, übergeordnete Faktoren anzunehmen. Die phänotypische Geschlechtsbestimmung (Näheres s. später S. 503) zeigt aber, daß die Geschlechtschromosomen überhaupt nicht als Träger der Geschlechtspotenzen, sondern nur als solche von Geschlechtsbestimmern (Correns) oder Realisatoren (F. v. Wettstein) sein können (Näheres später S. 507). Wir können daher vorderhand nur sagen, daß der Gesamtchromosomenbestand dabei beteiligt sein muß (s. S. 507).

Natürlich ist unter Lokalisation der Geschlechtspotenzen im Kern nicht das zu verstehen, daß besonders bei komplexen Befruchtungsvorgängen das Protoplasma dabei keine Rolle spielen sollte. Letzteres kann höchstens in solch einfachen Fällen in gewissem Sinne verwirklicht sein, in denen auf die Geschlechtstrennung (es käme wohl nur eine phänotypische in Frage) sofort die Geschlechtsreaktion folgte. Meist (bei genotypischer Geschlechtstrennung immer) sind aber die beiden Etappen der Befruchtung, nämlich 1. Geschlechtstrennung und 2. Manifestation der Sexualerscheinungen, durch kürzere oder längere Entwicklungsvorgänge voneinander getrennt, wie oben S. 436, 441 besprochen. Für den Eintritt der eigentlichen Sexualitätsphänomene dürfte aber stets das Protoplasma irgendwie stärker oder schwächer wirksam sein. So wird z. B. die Geschlechtsdifferenzierung bei *Phycomyces* genotypisch durch die Reduktionsteilung vor der ersten Sporenbildung bewerkstelligt. Die Geschlechtsreaktion dagegen der so entstandenen männlichen resp. weiblichen Zellfäden wird erst später durch Außenbedingungen, also auf dem Wege über das Protoplasma induziert. Und bei der diploiden *Sagitta* wird durch eine somatische Zellteilung nach der Gastrulation phänotypisch die Geschlechtsdifferenzierung herbeigeführt (Abb. 285 S. 339); aber auch hier werden erst auf einem viel späteren Entwicklungsstadium durch die Entwicklung selbst geschaffene Innenbedingungen, die natürlich für die Keimanlagen Umweltfaktoren darstellen, die indifferenten Keimzellen zu reaktionsfähigen männlichen und weiblichen Gameten. Trotzdem wird bei *Phycomyces* wie bei *Sagitta* an der Lokalisation der Geschlechtsfaktoren im Kern festzuhalten sein.

Nachdem wir nun die Geschlechtsverschiedenheit der kopulierenden Zellen resp. ihrer Kerne sowie das Zustandekommen derselben genauer kennen gelernt haben, und auch mit den Einzelheiten der Reduktion bekannt geworden sind, können wir das Wesen der Befruchtung in folgende Definition fassen: „Befruchtung ist die Verschmelzung zweier sexuell differenzierter Zellen, resp. Kerne, mit darauffolgender Reduktion.“ In dieser Definition soll der Begriff Reduktion zugleich die direkt ihr vorausgehenden Phänomene umfassen, nämlich die Parallelkonjugation während der synaptischen Vorgänge. Aus dieser Definition ergibt sich, daß die Befruchtung nicht ein einziger kurzer Vorgang ist, sondern daß zum Ablauf eines jeden Befruchtungsphänomens auch die geschlechtliche Differenzierung, die

synaptischen Phänomene und die Reduktion gehört. Man muß somit bei jedem Befruchtungsvorgang folgende sechs Etappen unterscheiden, die man wieder in drei Hauptgruppen zusammenfassen kann.

1. Sexuelle Differenzierung	I. Geschlechtstrennung oder präsexuelle Phänomene
2. Gametenbildung, sexuelle Reife oder Reaktionsfähigkeit 3. Gametenkopulation 4. Karyogamie	II. Geschlechtsreaktion oder sexuelle Phänomene im engeren Sinn
5. Chromosomenkonjugation (Synapsis) 6. Reduktion	III. Reaktionsfolge oder postsexuelle Phänomene.

Nur die Gesamtheit dieser sechs Etappen bildet eine geschlossene Befruchtungskette; fehlt ein solches Glied (es kann sich dabei nur um eines der Endglieder handeln), dann ist die Befruchtung unvollständig. Unsere obige Darstellung hat ergeben, daß bei den verschiedenen Organismen nicht nur die drei Hauptgruppen mehr oder minder voneinander getrennt und mit anderen Entwicklungsvorgängen verknüpft sein können, sondern daß das auch für jede der einzelnen sechs Etappen zutrifft. Trotzdem gehören sie zusammen, was man schon daraus entnehmen kann, daß sie stets in der angegebenen Aufeinanderfolge gesetzmäßig aufeinanderfolgen. Daraus kann man mit Recht schließen, daß die vorausgegangene Etappe zugleich die Voraussetzung und Ursache für die folgende darstellt und somit die „Sexualität", die sexuelle Differenzierung die erste Ursache der ganzen Kette dieser Vorgänge ist. Doch damit greifen wir schon über auf die Behandlung der Physiologie der Befruchtung, der der nächste Abschnitt gewidmet ist.

3. Physiologie und Theorien der Befruchtung.

Die Physiologie und die Theorie der Befruchtungsvorgänge ist ein Gebiet der Biologie, auf dem bisher nur wenig Sicheres bekannt ist. Und doch haben diese Fragen stets so anziehend auf das Denken und Sinnen der Naturforscher gewirkt, daß allein schon bis zur Aufdeckung der zellulären Vorgänge, die bei dem Befruchtungsvorgang sich abspielen, bereits über 400 verschiedene Befruchtungshypothesen aufgestellt worden waren, die meisten von recht phantastischer Art. Hatte doch selbst ein so hervorragender Biologe wie C. E. von Baer 1835 die Samentierchen für Cercarien, für zufällig anwesende Parasiten erklärt. „Es sind Schmarotzer des Samens wie die Distomeen die Cercarien, welche überall auftreten, wo sich Schleim und Eiweißstoff anhäuft." Da mit fortschreitender Erforschung der Erscheinungen der Befruchtung unsere Vorstellungen über das Wesen derselben auch nach der grundsätzlichen Entdeckung des Befruchtungsvorganges in den 70er Jahren noch vielfache Wandlungen erfahren haben, so ist es verständlich, daß auch nach dieser Zeit noch verschiedenartige Befruchtungshypothesen aufgetaucht sind. Erfreulicherweise ist aber ihre Zahl mehr oder minder auf drei herabgesunken, nachdem man verhältnismäßig bald sich klar geworden war, daß die Entwicklungserregung als wesentlicher Teilvorgang auszuschalten hat. Es sind das 1. die Amphimixislehre, die Lehre von der Keimplasmamischung Weismanns, 2. die

Verjüngungs- und Regulationshypothesen und 3. die Sexualitätshypothesen.

a) Amphimixis.

Seit durch die klassischen Entdeckungen des vorigen Jahrhunderts festgestellt worden war, daß die Befruchtung der Organismen in der Verschmelzung zweier Zellen und vor allem ihrer Kerne besteht, betrachtete man die durch die Befruchtung zustande gekommene Vermischung der Keimplasmen, also gleichsam der Repräsentanten zweier vorher getrennter Individuen zu einem neuen Individuum, als den wesentlichsten Zug der Befruchtung. In dieser Vermischung der Anlagen, der Amphimixis oder Keimplasmamischung, wie sie Weismann genannt hat, läge ihr eigentliches Wesen und ihre Bedeutung. Die Befruchtung war hier vor allem mit der Vererbung und Artbildung in Zusammenhang gebracht worden, und diese Auffassung ist heute noch die unter den Biologen allgemein herrschende, so verschieden auch im einzelnen wieder die Bedeutung der Amphimixis für die Artbildung gewertet wird. Wir brauchen in diesem Zusammenhange auf die Amphimixistheorie und alles, was mit ihr in Zusammenhang steht, nicht näher einzugehen. Denn trotz der außerordentlichen Bedeutung, die der Amphimixislehre für die Biologie zukommt, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Amphimixislehre nicht die geringste direkte Aussage über die Physiologie, also über die Ursachen der Befruchtung zu geben vermag. Die Amphimixis oder Keimplasmamischung ist die Folge von Befruchtungsvorgängen. Sie vermag somit kausal (und nur eine kausale Erklärung ist eine naturwissenschaftliche Erklärung) über die Befruchtung überhaupt nichts auszusagen. Man kann sie höchstens mit Weismann als vorteilhafte Erscheinung unter Hinzuziehung der Selektionstheorie für die weite Verbreitung der Befruchtungsvorgänge verantwortlich machen. Die primäre Entstehung der Befruchtung bleibt aber durch sie, wie Weismann selbst immer betont hat, ungeklärt. Dadurch wird natürlich in keiner Weise die große Bedeutung der Amphimixis für die Lebenserscheinungen herabgesetzt. Man muß nur im Auge behalten, daß die Amphimixis keine Befruchtungs-, sondern eine Vererbungs- und Artbildungslehre ist, die eine Fremdbefruchtung zur Voraussetzung hat.

Abgesehen von diesen logischen Überlegungen, zeigen aber auch die cytologisch entwicklungsgeschichtlichen Befunde bei niederen Organismen das Unhaltbare der Amphimixis als Befruchtungslehre. Denn wir haben ja gesehen, in welch weiter Verbreitung automiktische Befruchtungsvorgänge bekannt geworden sind. Deren Vorkommen nimmt aber der Amphimixislehre jede Bedeutung als allgemeine Befruchtungshypothese, indem die Amphimixis nur als Folgeerscheinung eines Teiles der Befruchtungstypen gelten kann. Zur physiologischen Erklärung eines Vorgangs darf man aber nicht die Wirkung heranziehen, die nur bei einigen Abarten desselben auftritt.

b) Verjüngungshypothesen.

Beim Suchen nach einem kausalen Verständnis der Befruchtungsvorgänge drängte sich vor allen Dingen die Frage auf, ob sie über-

haupt eine physiologische Notwendigkeit darstellen. Bütschli sowohl, der diese Frage zuerst aufgeworfen hat, wie vor allem später Maupas haben dieselbe durch experimentelle Untersuchungen an Infusorien in der Weise zu lösen gesucht, daß sie prüften, ob nicht nach mehr oder minder lang durchgeführter rein ungeschlechtlicher Vermehrung (ohne Befruchtung) eine sogenannte physiologische Degeneration oder Depression eintrete. Die Versuche von Maupas, sowie spätere von R. Hertwig und seinen Schülern sowie Calkins an Infusorien schienen in der Tat dafür zu sprechen, daß die Befruchtung eine physiologische Notwendigkeit sei, wenn auch nicht im Leben des Individuums, so doch in dem der Art. Es traten nach Verlauf von zahlreichen ungeschlechtlichen Generationen (Teilungschritten) Degenerationserscheinungen auf (senile Degeneration), die, wenn keine Befruchtung stattfand, schließlich zum Aussterben der Kulturen führten. Wie das Metazoen-Individuum altere und sterbe, so sollen schließlich auch in ungeschlechtlichen Generationsfolgen Alterserscheinungen auftreten, und die Befruchtung sei der Jungbrunnen, der sie wieder auffrische.

Diese ältere Fassung der Verjüngungshypothese kann jedoch nicht aufrecht erhalten werden, denn Richard Hertwig hatte schon früher gezeigt, daß Infusorien, die man bei Beginn einer Befruchtung künstlich trennte und weiterzüchtete, wider Erwarten nicht nur schneller sich vermehrten als die Individuen, welche die Konjugation durchgemacht hatten, sondern überhaupt weniger hinfällig waren, Erfahrungen, die Jennings später bestätigte und ergänzte.

R. Hertwig hatte nun später an Stelle der Verjüngungs- eine Regulationsbedürftigkeit angenommen und durch Verbindung mit seiner Theorie der Kern-Plasma-Relation die Befruchtungsbedürftigkeit zellphysiologisch zu begründen versucht. Er glaubte feststellen zu können, daß bei fortgesetzter Kultur die Protozoen (Infusorien) in einen sogenannten Depressionszustand geraten, wobei der Kern auf Kosten des Protoplasmas enorm vergrößert wird. Gelingt es der Zelle, einen Teil des Kernmaterials abzustoßen, die normale Kernplasmarelation wieder herzustellen, so wird die Depression überwunden. Doch folgten bei fortgesetzter Kultur in immer kürzeren Intervallen die Depressionen, und schließlich starben die Kulturen aus, wenn nicht die Möglichkeit der Befruchtung gegeben wurde. R. Hertwig sieht demnach in der Befruchtung eine „Reorganisation der lebenden Substanz, die wirksamste Einrichtung, um den physiologischen Tod zu verhüten".

Aber auch gegen diese vertiefte Fassung der Verjüngungshypothese ließen sich schon ältere Untersuchungen anführen, die wir schon in anderem Zusammenhang kennen gelernt haben (siehe S. 390 u. f.). Klebs hat viele Jahre hindurch die Alge *Vaucheria* und den Pilz *Saprolegnia* gezüchtet, ohne Degeneration oder Depression zu beobachten, obwohl die Befruchtung ausgeschaltet war und die Vermehrung (hier gleich Wachstum, da es ja vielzellige koloniale Verbände sind, die durch Zellteilung „wachsen") nur auf agamem Wege erfolgte. Degeneration und Depression sind somit nach Klebs keine physiologischen, sondern pathologische Erscheinungen, bedingt durch ungünstige Kulturbedingungen.

Und auch für das Hauptobjekt, an dem die Frage bisher vorwiegend untersucht wurde, das Infusor *Paramaecium*, schien die ältere, wie die neuere Hertwigsche Fassung der Verjüngungshypothese neuerdings endgültig widerlegt durch die genauen, mit sorgfältiger Technik in Zählkulturen durchgeführten Zuchten von Woodruff, nachdem schon vor-

her Klebs und Enriques Infusorien lange Zeit und viele Generationen hindurch ohne Schädigungen gezüchtet und daher für die Degeneration und Depression nur schädigende Einflüsse des Kulturverfahrens verantwortlich gemacht hatten. Gelang es doch Woodruff durch verbessertes Kulturverfahren, viele Jahre hindurch über 8000 Generationen

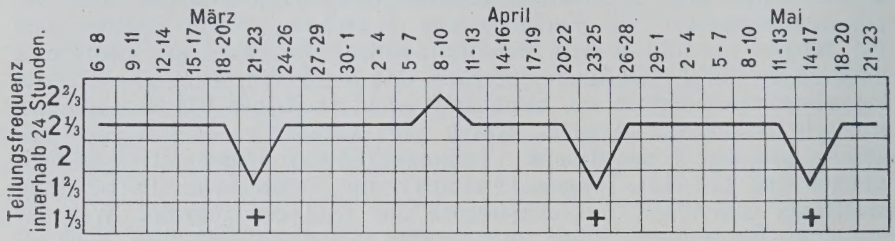


Abb. 408. Teilungsfrequenz und rythmisches Auftreten der Parthenogenese (+) von *Paramaecium caudatum* in Objektträgerzählkulturen bei Fütterung mit Bacillus proteus. Nach Jollos aus Hartmann.

von *Paramaecium* unter voller Ausschaltung der Befruchtung ohne irgendwelche Schädigungen zu züchten.

Aber gerade die Untersuchungen von Woodruff sowie weiterhin die von Woodruff u. Erdmann brachten in den letzten Jahren noch einmal eine Verschiebung der Entscheidung, wenigstens für die Infusorien. In den Zuchten von Woodruff ließen sich zwar die De-

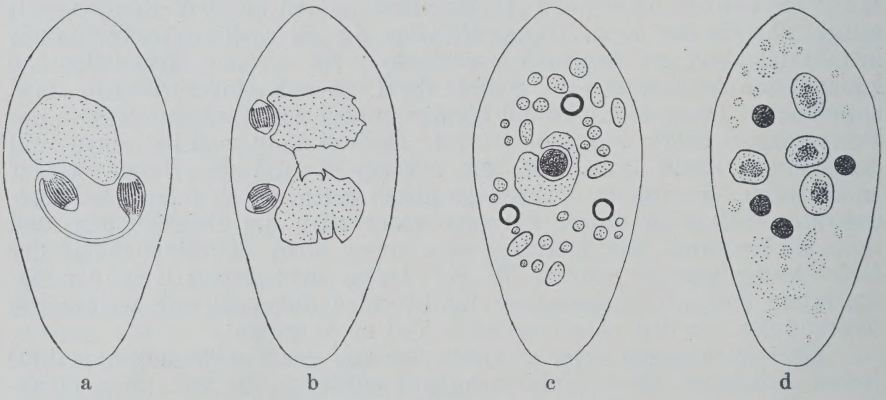


Abb. 409. *Paramaecium caudatum*. Parthenogenese. a Erste, b zweite Reifungsteilung. c Degeneration von drei Abkömmlingen der zweiten Reifungsteilung, der vierte (in der Mitte schwarz) liefert durch drei aufeinander folgende Teilungen 4 Mikronuclei und 4 Makronucleusanlagen (d). Nach Erdmann u. Woodruff 1916, etwas schematisiert. Aus Hartmann.

pressionen völlig vermeiden, doch trat ein periodisches Absinken der Teilungsfrequenz, sogenannte „Rhythmen" auf, die, wie Woodruff und Erdmann gezeigt haben, mit einem Zugrundegehen des alten und Bildung eines neuen Makronukleus aus Teilungsprodukten des Mikronukleus verbunden sind (sogenannte Endomixis) (Abb. 408 und 409). Diese Vorgänge hatte schon früher R. Hertwig beobachtet und mit Recht als Parthenogenese bezeichnet. Denn es vollzieht sich dabei das-

selbe wie bei der Konjugation der Infusorien, nur mit dem Unterschiede, daß die letzte Mikronukleusteilung, sowie der Kernaustausch und die Kernverschmelzung, also die eigentliche Befruchtung, unterbleiben. Die Entwicklung einer zur Befruchtung prädestinierten Keimzelle ohne Befruchtung nennt man aber Parthenogenese.

Diese parthenogenetischen Prozesse und die durch sie bedingten Schwankungen des Teilungsrhythmus treten aber nicht nur periodisch auf und sind nicht rein aus inneren Bedingungen veranlaßt, wie Woodruff und Erdmann angenommen hatten. Denn wie die vielfach variierten Versuche von Jollos gezeigt haben, können sie jederzeit durch äußere Faktoren ausgelöst werden (Abb. 410). Das Intervall zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Parthenogenesen, das in den sehr gleichmäßig geführten Kulturen Woodruffs stets ungefähr gleich blieb, kann beliebig verkürzt, aber auch stark verlängert werden, doch vermochte Jollos das Auftreten der Parthenogenesen zunächst nicht völlig auszuschalten. Es ist eben überhaupt technisch nicht möglich, in genau kontrollierbaren Zählkulturen alle schädigenden, ungünstigen

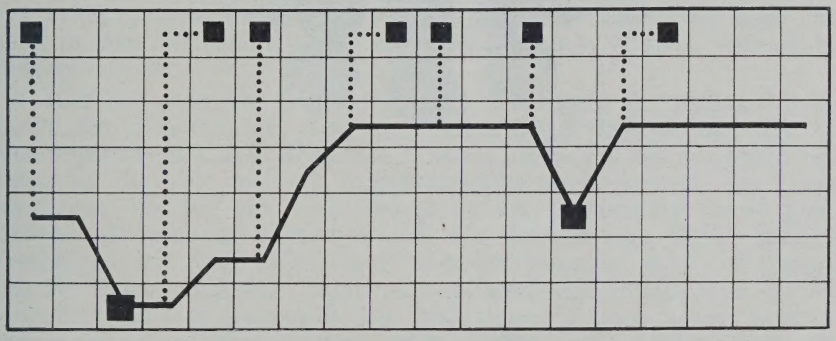
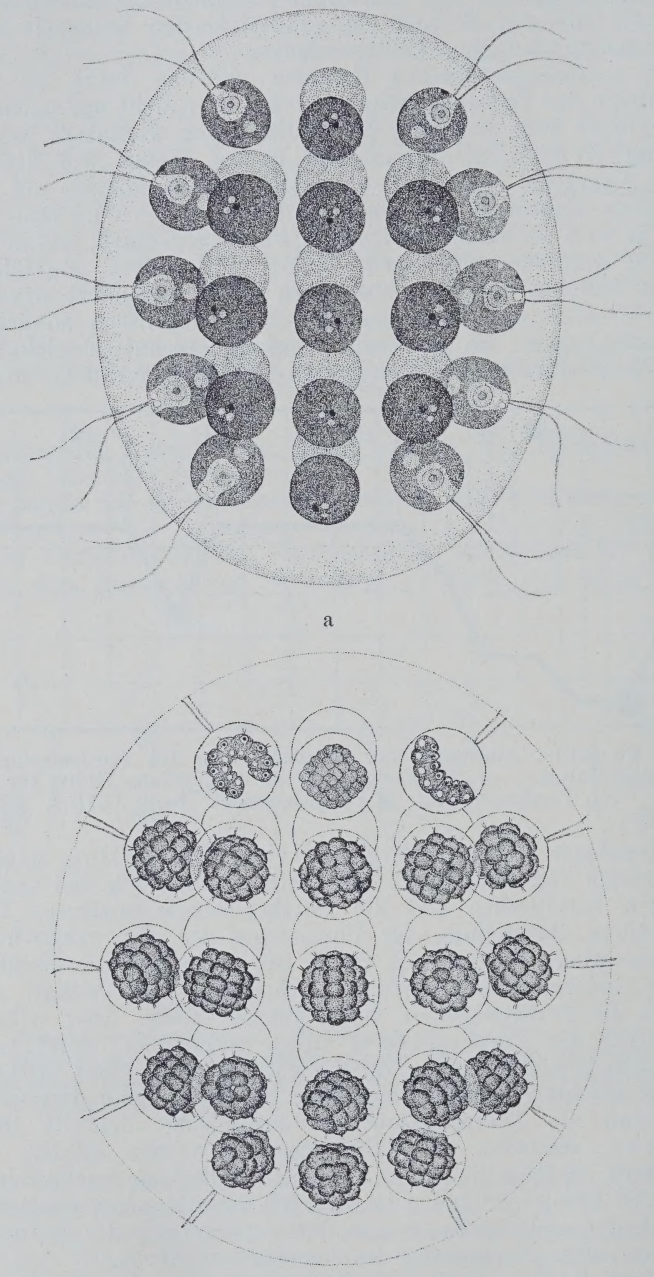


Abb. 410. Künstliche Auslösung der Parthenogenese bei *Paramaecium aurelia*. ——— Normale Kultur. ..... Abzweigungen von der normalen Kultur zur Auslösung von Parthenogenese. ■ Parthenogenese. Nach Jollos.

Außenbedingungen zu verhindern, die sich, wie Jollos zeigte, auch bei den Zuchten von Woodruff allmählich summieren und dann innere Bedingungen vortäuschen und die Parthenogenese auslösen. Doch sei auf die frühere Darstellung der Physiologie der sog. zyklischen Fortpflanzungsvorgänge hingewiesen (s. S. 395), wo schon bemerkt wurde, daß es bei anderen Kulturverfahren scheinbar doch gelingt, auch bei Paramäcien die Parthenogenese völlig auszuschalten. Aber selbst, wenn bei Infusorien die Parthenogenese nicht vermeidbar wäre, was aber durchaus nicht bewiesen ist, so würde dieses Resultat keine entscheidende Antwort in der hier vorliegenden Frage bedeuten: denn dies würde nur beweisen, daß die Makronuklei, also somatische Zellteile im Sinne Weismanns, absterben und daher erneuert werden müssen. Bei der Infusorienzelle ist eben die Frage, ob eine Verjüngung irgendwelcher Art mit der Befruchtung verbunden ist, oder ob dieselbe ausgeschaltet werden kann, überhaupt nicht lösbar wegen der Verquickung des Befruchtungsvorganges mit dere Neubildung des somatischen Kerns.

Die wirkliche Entscheidung brachten erst Versuche, die von Hartmann an der Volvocinee *Eudorina elegans* angestellt wurden. *Eudorina* ist ein haploider Organismus, der einen kolonialen Verband von

32 Zellen bildet (Abb. 411) und der dank seines autotrophen Stoffwechsels in reinen Nährsalzlösungen bei einer konstanten Lichtquelle



a

b

Abb. 411. *Eudorina elegans.* a vegetative Kolonie, b Kolonie in Teilung. Orig. von Dr. Bělař.

(künstliche Sonne) vollkommen regelmäßig gezüchtet werden kann. Unter diesen Versuchsbedingungen teilt sich in jeder 5. Nacht jede Zelle der Kolonie fünfmal hintereinander, wodurch wiederum 32 neue junge *Eudorina*-Kolonien gebildet werden (Abb. 411b). Mit der Befruchtung dieses Organismus sind aber keine andersartigen Entwicklungsvorgänge verknüpft (Neubildung somatischer Kerne usw.). Dazu kommt, daß seine haploide Natur das Vorkommen einer mit Reduktion (also Reorganisationsvorgängen) verknüpften Parthenogenese ausschließt. Seit 1915 konnte nun dieser Organismus rein agam, ohne Auftreten von Depression oder sonstigen Zell- und Kernregulationen bei völlig gleichmäßiger Teilungsrate gezüchtet wurden. Bis zum Frühjahr 1924 wurde die Vermehrung in genauen Individualzählkulturen kontrolliert, und es waren bis dahin 2500 Generationen erreicht. Seit dieser Zeit wird die Kultur nur noch in Massenkulturen weitergeführt; da aber auch hier die Bedingungen dieselben sein dürften wie in der Zählkultur, dürfte die Zahl der Generationen 3600 betragen. Diese Zuchten gestatten somit eine völlig eindeutige Beantwortung der Frage. Die Befruchtung ist hier keine physiologische Notwendigkeit, und ihre Bedeutung kann daher nicht in einer Verjüngung oder Regulation gesucht werden, sondern muß anderswo liegen.

Man hat zwar die Tragweite dieses Resultates einzuengen versucht durch den Hinweis auf den rein pflanzlichen Stoffwechsel des Versuchsobjektes und die Möglichkeit betont, daß bei heterotrophen Protisten mit der Zeit doch ein Regulierungsbedürfnis eintritt. Bei Lebensvorgängen, die bei den verschiedenartigsten Organismen in so gleichmäßiger Ausprägung auftreten, wie die Befruchtung, dürfte wohl die Verschiedenheit des Stoffwechsels ziemlich belanglos sein und dadurch, daß für einen einzigen, wenn auch pflanzlichen Organismus die Verjüngungshypothese ausgeschlossen ist, wäre ja auch schon ihre Allgemeingültigkeit erledigt, und man müßte doch wieder nach einer anderen allgemeingültigen Erklärung der Befruchtung suchen. Dazu kommt aber, daß Bělař auch in vieljährigen Versuchen (5 Jahre) an einem tierischen Protisten, dem Sonnentierchen *Actinophrys sol* dasselbe Resultat erzielt hat, und daß Hartmann und Goetsch auch Metazoen mit vegetativer ungeschlechtlicher Vermehrung, Turbellarien (*Stenostomum*) und Cölenteraten (*Hydra*) viele Jahre hindurch rein agam ohne Depressionen usw. kultiviert haben, somit auch für diese Organismen der Nachweis erbracht worden ist, daß Befruchtung und Sexualität kein lebensnotwendiger Vorgang ist.

c) Sexualitätshypothese.

Die einzige Hypothese, die mit allen bis jetzt bekannt gewordenen Tatsachen in Einklang gebracht werden kann und dabei der Bedeutung der Befruchtung als elementarem Lebensvorgang gerecht wird, ist die vor beinahe 40 Jahren zuerst von Bütschli aufgestellte Sexualitätshypothese. Unter der Herrschaft der Amphimixislehre und der Verjüngungshypothese waren diese Vorstellungen von Bütschli, der damals schon erkannt hatte, daß seiner für die Infusorien aufgestellten Verjüngungshypothese keine allgemeine Gültigkeit zukommen könne, völlig in Vergessenheit geraten, bis Schaudinn ohne Kenntnis der Gedankengänge von Bütschli wieder ähnliche Vorstellungen entwickelt hat. Nach dieser Auffassung ist jede Protisten- und Geschlechtszelle, ja

jede Zelle überhaupt gewissermaßen hermaphrodit oder bisexuell, d. h. sie besitzt die vollständigen Anlagen (Potenzen) des männlichen und weiblichen Geschlechts. Durch das Überwiegen der einen oder anderen dieser Anlagen wird eine Zelle männlich oder weiblich in bezug auf eine andere Zelle, bei der die entgegengesetzte Anlage überwiegt. Eine solche sexuelle Verschiebung des Gleichgewichtes der beiden Anlagen kann ohne vorhergehende Alterserscheinungen jederzeit eintreten, z. B. durch eine Zell- oder Kernteilung oder durch verschiedenartige äußere Einwirkungen auf zwei getrennte Kerne oder verschiedene Zellen. Auf diese Weise kann man auch Fälle von autogamer Befruchtung ohne weiteres erklären (Hartmann).

Es ist nun bedeutungsvoll, daß diese Sexualitätshypothese, die zunächst nur zur Erklärung der Befruchtungsvorgänge der Protisten aufgestellt worden war, in völliger Übereinstimmung steht mit den verschiedenartigen Ergebnissen der experimentellen Arbeiten über die Vererbung und Verteilung der Geschlechter von Tieren und Pflanzen. Die neue Vererbungsforschung hat hier (Correns, Goldschmidt, Morgan) zu genau denselben Schlußfolgerungen über die Sexualität, ihre Verteilung und ihre Vererbung geführt, wie sie die vergleichende, cytologisch-entwicklungsgeschichtliche Protistenforschung entwickelt hat, eine erfreuliche Übereinstimmung der theoretischen Anschauungen zweier verschiedener Forschungsrichtungen. Man kann daher die eben kurz entwickelte Sexualitätshypothese auch in der Sprache der modernen Vererbungslehre ausdrücken, indem man mit Correns sagt: jede Geschlechtszelle besitzt sowohl die vollständigen männlichen wie weiblichen Anlagenkomplexe oder Potenzen. Dadurch, daß die Entfaltung eines dieser Anlagenkomplexe gefördert, die des anderen aber gehemmt wird, kommt eine männliche oder weibliche Tendenz der Zelle zustande. Die verschiedene Tendenz (bei gleichen Potenzen) kann durch verschiedenartige äußere Einflüsse oder innere Entwicklungsbedingungen auf verschiedenen Entwicklungsstadien zustande kommen (phänotypische Geschlechtsverteilung und -Bestimmung), sie kann aber auch durch besondere Erbanlagen, sog. Geschlechtsbestimmer, erblich verursacht werden, so daß die Reduktionsteilung und Befruchtung über die Verteilung und Bestimmung des Geschlechts entscheidet (genotypische Geschlechtsbestimmung).

Wir wollen uns an dieser Stelle darauf beschränken, die drei wichtigen Thesen, zu denen in übereinstimmender Weise sowohl die Vererbungsforschung wie die vergleichend cytologisch-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die Sexualität niederer und höherer Organismen geführt haben, hier näher zu besprechen.

1. Jedes sexuell differenzierte Individuum (♂ oder ♀) sowie jede sexuell differenzierte Gamete enthält zugleich die vollständigen Anlagen zur Erzeugung des entgegengesetzten Geschlechts.

Die Richtigkeit dieses Satzes gilt für die höheren Tiere und Pflanzen in derselben Weise wie für die niederen Organismen. Das beweisen z. B. die vielfach zu beobachtenden spontanen Geschlechtsänderungen bei getrenntgeschlechtlichen höheren Tieren und Pflanzen. So ist bekannt, daß Individuen getrenntgeschlechtlicher Pflanzen, z. B. Weiden, hier und da, an größeren und kleineren Teilen ohne erkennbare äußere Ursachen die Organe des anderen Geschlechtes zur Ausbildung bringen. In anderen Fällen, wie bei *Mercurialis annua*, tritt das regelmäßig im

Alter ein, und bekanntlich ist ja auch dieselbe Erscheinung bei Wirbeltieren, speziell bei Vögeln, keine Seltenheit. So nehmen Hühner und Enten im Alter nicht nur häufig die sekundären Geschlechtsmerkmale des männlichen Geschlechtes an (Hahnenfedrigkeit), sondern neuerdings sind sogar Fälle bekannt geworden, bei denen schließlich völlig funktionsfähige Hoden zur Ausbildung gelangten (Crew). Bei den weiblichen

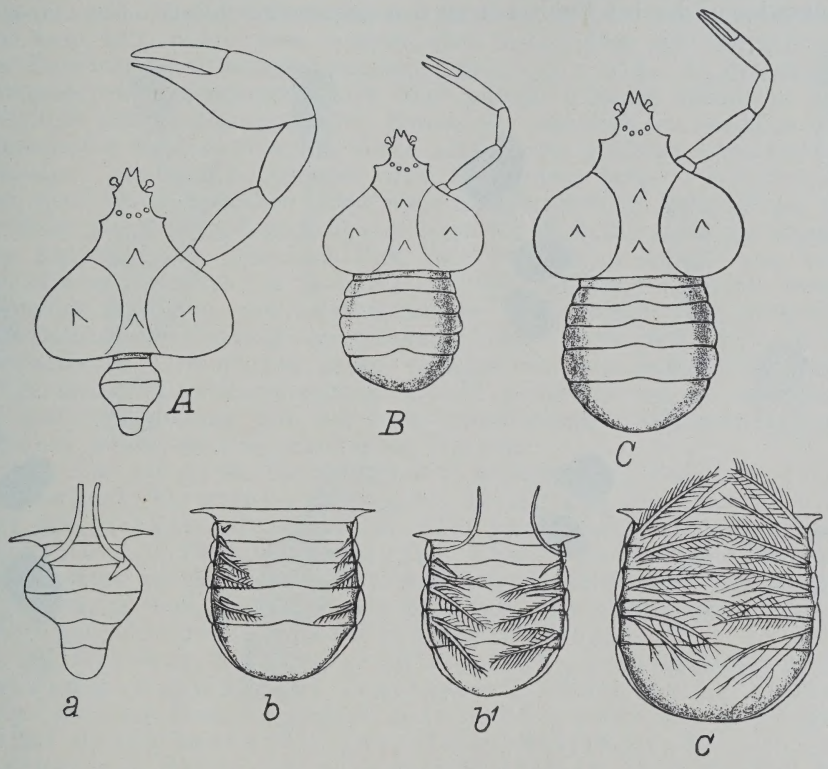


Abb. 412. Wandlung der sekundären Geschlechtscharaktere beim Männchen von *Inachus mauritanicus* unter dem Einfluß von *Sacculina neglecta*. A Erwachsenes normales ♂; a Unterseite des Abdomens desselben. B Von *Sacculina* befallenes Männchen, das völlig wie ein ♀ (C) aussieht; b Unterseite des Abdomens dieses Männchens, die (als Begattungswerkzeuge ausgebildeten) ersten zwei Schwanzfußpaare und die folgenden (zum Tragen der Eier bestimmten) reduziert; b' Unterseite eines ähnlichen befallenen Männchens, bei dem diese Schwanzfußpaare gut entwickelt sind. C Erwachsenes normales ♀; c Unterseite des Abdomens eines solchen. Bei A, B, C ist stets nur eine Schere gezeichnet, die Rumpfgliedmaßen sind weggelassen. Nach Smith aus Correns.

Individuen der Lichtnelke *Melandrium album* ruft die Infektion mit dem Brandpilz *Ustilago violacea* eine weitgehende Ausbildung der sonst ganz rudimentär gewordenen Staubgefäße hervor.

Das Gleiche lehren auch die merkwürdigen Umwandlungen, die die Männchen von Krabben, wie *Inachus*, erfahren, wenn ihre Geschlechtsorgane durch Infektion mit den parasitischen Rhizocephalen *Sacculina* verkümmern (sog. parasitische Kastration nach Giard). Diese kastrierten Männchen erfahren nun weitgehende Umwandlungen ihrer se-

kundären Geschlechtsmerkmale (Form und Breite des Abdomens, Gestalt der Schere und Abdominalfüße), so daß sie schließlich völlig denen der Weibchen gleichen (Abb. 412). Aber die Umwandlung braucht sich nicht nur auf die sekundären Geschlechtsmerkmale zu beschränken, bei der Regeneration der Hodenreste können sich auch rudimentäre Eier ausbilden.

In diesem Zusammenhang sei noch auf die Experimente von Noll hingewiesen, der bei Equiseten an den getrenntgeschlechtlichen Gameto-

Abb. 413. Abb. 414.

Abb. 413. *Vaucheria hamata* Vauch. Oogonium-Regenerat. a Zwei Tage alter Faden, rechts ein absterbendes Oogon, in der Mitte ein Antheridium. b Basalteil eines ausgewachsenen Regenerates. c Ausgewachsenes Regenerat mit männlichem und weiblichem Sexualorgan. Vergr. 80fach. Nach F. von Wettstein.

Abb. 414. *Vaucheria hamata* Vauch. Antheridium-Regenerate. a 3 Tage nach dem Anstich, b 5 Tage nach dem Anstich, c und d 19 Tage nach dem Anstich; c Basalteil, d mit männlichen und weiblichen Sexualorganen. Vergr. 80fach. Nach F. von Wettstein.

phyten (haploiden!) durch Hinzufügen resp. Weglassen von Phosphaten die entgegengesetzten Geschlechtsorgane, also Oogonien an männlichen und Antheridien an weiblichen Gametophyten erzielt hat.

Die bisherigen Beispiele zeigten zwar, daß sexuell differenzierte Geschlechtsindividuen auch noch die Potenzen des anderen Geschlechtes enthalten, aber nicht, daß dasselbe auch für die Geschlechtszellen selbst

gilt. Doch ist auch das aus gewissen Vererbungserscheinungen ohne weiteres ersichtlich und zudem durch besondere Vererbungsversuche von Correns für höhere Pflanzen erwiesen worden, worauf wir an dieser Stelle aber nicht eingehen, zumal die Versuchsergebnisse an zwei niedrigen Organismen, die wir zum Schlusse noch schildern wollen, dasselbe noch in auffallenderer Weise zeigen.

Bei einer monöcischen Vaucheria-Art, *Vaucheria hamata*, hat F. von Wettstein durch Parthenogenese auslösende Mittel Geschlechtszellen, und zwar nicht nur Oogone, sondern auch Antheridien ohne Befruchtung zur Entwicklung zu bringen vermocht (Abb. 413 u. 414). An den daraus entstandenen Regeneraten traten aber wieder normale männliche und weibliche Geschlechtsorgane auf. Sowohl die männlich wie weiblich differenzierten Geschlechtszellen bilden also wieder beiderlei Geschlechter, enthalten somit die Anlagen zur Erzeugung beider Geschlechter. Bei dem schon mehrfach erwähnten Sonnentierchen *Actinophrys sol* kommen gelegentlich Gametenpaare nach der Reduktionsteilung einzeln zur Encystierung. Dieselben sind, wie wir früher sahen, von verschiedenem Geschlecht (s. Abb. 351, S. 430). Bělař vermochte solche haploiden Azygoten, und zwar männliche wie weibliche, zur parthenogenetischen Entwicklung zu bringen. Auch diese parthenogenetisch entstandenen Actinophryen gaben, nachdem sie durch einen nicht näher aufgeklärten Regulationsvorgang diploid geworden waren, wiederum normale Befruchtung mit der oben geschilderten Differenzierung in je einen weiblichen und männlichen Gameten.

2. Aus der ersten These folgt ohne weiteres, daß somit die Geschlechtsbestimmung nur in der Hemmung der Entfaltung der weiblichen oder männlichen Anlagen bestehen kann, nicht aber in ihrer Beseitigung. Obwohl die Potenzen für beide Geschlechter vorhanden sind, kommen nur die des einen Geschlechts zur Wirkung, und die betreffende Zelle resp. der Organismus erhält so eine männliche oder weibliche Tendenz (Correns).

3. Die Geschlechtsverteilung und -Bestimmung wird entweder während der vegetativen Phase durch äußere oder innere Bedingungen verursacht, oder sie wird bewirkt durch besondere geschlechtsbestimmende, erblich festgelegte Faktoren, also mendelistisch. Ersteren Fall bezeichnet man als phänotypische, den zweiten als genotypische Geschlechtsbestimmung. Beide Arten der Geschlechtsbestimmung können sowohl in der diploiden wie der haploiden Phase eines Organismus vollzogen werden. Dadurch ergeben sich vier Möglichkeiten der Differenzierung der Geschlechter, die wir an der Hand der beigefügten Schemata etwas genauer erörtern wollen.

a) Phänotypische Geschlechtsbestimmung.

Als phänotypische Geschlechtsbestimmung bezeichnen wir den Modus, bei dem dieselbe nicht erblich (genotypisch) durch die Reduktionsteilung (und Befruchtung) zustande kommt, sondern bei dem sie durch äußere oder innere Bedingungen während des vegetativen Lebens der Organismen ausgelöst wird, indem sich einzelne oder mehrere Zellen des indifferenten doppelgeschlechtlichen Organismus in männliche und weibliche Zellen aufteilen (Abb. 415). Man kann dann wieder zwei Unterarten unterscheiden, je nachdem dies in der Haplophase eines reinen Haplonten (mit zygotischer Reduktion) resp. Diplohaplonten

(mit intermediärer Reduktion) geschieht oder in der Diplophase eines reinen Diplonten (gametische Reduktion) resp. Diplohaplonten (Abb. 415). Den ersten Fall finden wir bei den monöcischen *Spirogyra-* und *Vau-*

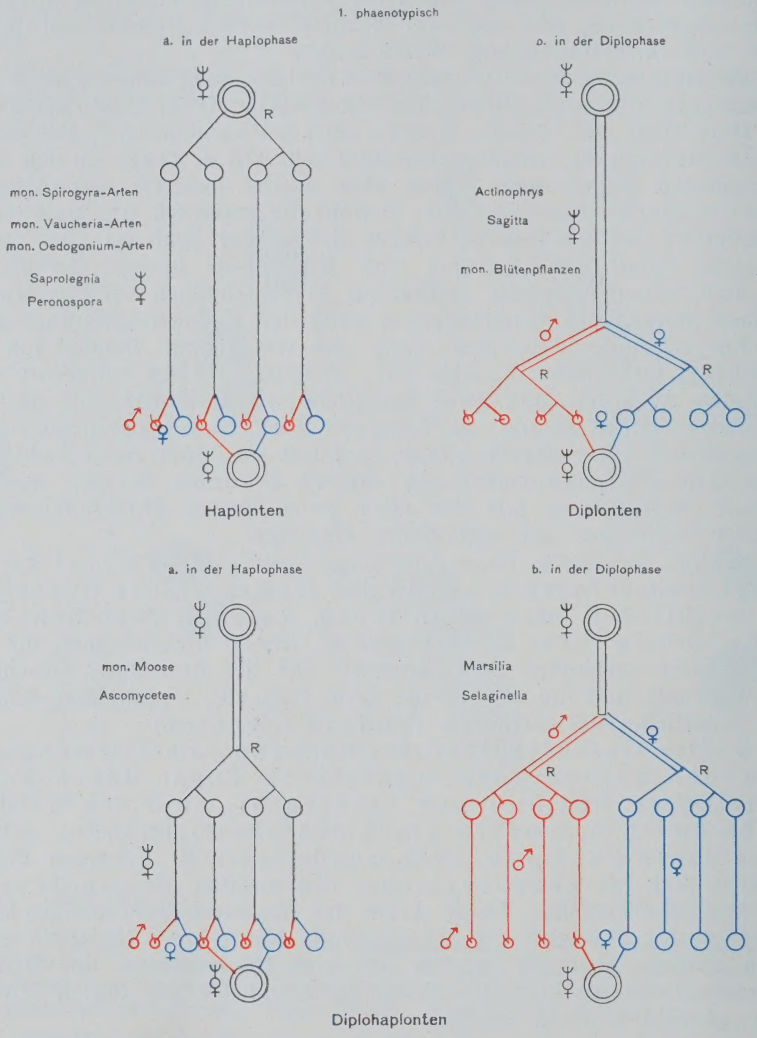


Abb. 415. Schema der phänotypischen Geschlechtsverteilung bei Haplonten, Diplonten und Diplohaplonten. Doppelte Striche und Kreise bedeuten Diplophase resp. Diploidgeneration, einfache Striche und Kreise die Haploidphase. Schwarz = hermaphrodite Phasen, rot = männliche und blau = weibliche Phasen. *R* Ort der Reduktionsteilung.

cheria-Arten, ferner vermutlich bei den Oomyceten unter den Pilzen realisiert. Ferner gehören hierher die gemischtgeschlechtlichen haplomonöcischen[1]) Moose und Pilze wie *Monoblepharis*, *Pyronema* usw.

1) Haplomonöcisch nennt man Pflanzen, die gemischtgeschlechtliche Gametophyten besitzen.

Ein besonders schönes Beispiel einer phänotypischen Geschlechtsverteilung in der Haplophase bieten die isogamen Infusorien. Wir sahen ja, daß die 3. Mikronukleusteilung, die zwischen die Reduktionsteilungen und die eigentliche Befruchtung, die Karyogamie, eingeschaltet ist, die Teilung des bisexuellen haploiden Kernes in einen männlichen (Wander-) Kern und einen weiblichen (stationären) herbeiführt. Bei den höheren gemischtgeschlechtlichen Pflanzen, gewissen hermaphroditen Tieren sowie Protozoen und Farnen vollzieht sich die phänotypische Geschlechtsverteilung in der Diplophase (Abb. 415).

Der erste Modus ist deshalb bedeutungsvoll, weil er zeigt, daß eine haploide Zelle mit einfacher Chromosomengarnitur die gesamten Potenzen beider Geschlechter besitzt. Jede mendelistische Erklärung der Geschlechtsverteilung ist hier ausgeschlossen. Hier muß die Geschlechtsbestimmung letzten Endes von Außenbedingungen oder Bedingungen in dem sich entwickelnden Organismus abhängen. Wie in einem sich entwickelnden Keim die in dem Organismus liegenden Potenzen in einem gewissen Entwicklungsstadium aktiv werden, z. B. die Bildung des Medullarrohres oder des Augenbechers bei einem Wirbeltierkeim, genau so treten in einem gewissen Entwicklungsstadium die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane bei einem monöcischen Moos auf, indem einzelne Zellen männliche, andere weibliche Tendenz erhalten oder es erhält durch eine Kernteilung, und zwar eine einfache erbgleiche Äquationsteilung bei den Infusorien ein Tochterkern männliche, der andere weibliche Tendenz. Bei niederen Organismen, Haplonten wie Diplonten, tritt die Abhängigkeit von Außenbedingungen mehr in den Vordergrund. Denn wie die Untersuchungen von Klebs an vielen Algen und Pilzen uns schon früher gezeigt haben (s. S. 390 u. f.), ist nicht nur das Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung, mit der die Ausbildung der verschiedengeschlechtlichen Keimzellen verbunden ist, direkt von bestimmten Außenbedingungen abhängig, sondern es kann auch in manchen Fällen (*Vaucheria repens*) durch Veränderungen der Außenbedingungen sogar die normale Geschlechtsverteilung, also das Zahlenverhältnis der Oogone zu den Antheridien derart verschoben werden, daß fast nur Antheridien gebildet werden. Die völlige Abhängigkeit der Geschlechtstrennung von Außenbedingungen bei vielen Vertretern dieser Gruppe schließt natürlich nicht aus, daß bei anderen besondere Erbfaktoren für Gemischtgeschlechtlichkeit und deren Manifestwerden in einem bestimmten Entwicklungsstadium vorhanden sind.

Auch bei dem zweiten Modus, der phänotypischen Geschlechtstrennung in der Diplophase, ist eine mendelistische Geschlechtsbestimmung [abgesehen von einigen sekundär-hermaphroditischen Tieren, wie *Angiostomum nigrovenosum* (s. S. 486, Abb. 405)], ausgeschlossen. Bei manchen Formen, wie *Actinophrys* sol und dem Pfeilwurm *Sagitta*, ist das besonders anschaulich, weil hier die Geschlechtstrennung, wie bei isogamen Infusorien, an eine ganz bestimmte einfache Äquationsteilung gebunden ist. Wir haben bei der Besprechung der Befruchtung von *Actinophrys* gesehen, daß die erste progame Teilung des sich encystierenden Sonnentierchens, die eine einfache Äquationsteilung ist, die Zelle in zwei Tochterzellen zerlegte, die sich später als männlich und weiblich differenzierte herausstellen (s. Abb. 351, S. 430). Die letzte Zellteilung der Diplophase zerlegt also die gemischtgeschlechtliche Zelle in eine männliche und eine weibliche diploide Zelle. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Sagitta*. Nach der Gastrulation teilen sich nämlich die

beiden Urgeschlechtszellen in vier, von denen 2 das Ovar, die 2 anderen den Hoden liefern (s. Abb. 285, S. 339).

b) Genotypische oder mendelistische Geschlechtsbestimmung.

Auch die genotypische oder mendelistische Geschlechtsbestimmung kommt in zwei verschiedenen Abarten vor, die man scharf unterscheiden muß (vgl. Abb. 416 auf S. 507):

1) Bei der einen wird einfach durch die Reduktionsteilung die gemischtgeschlechtliche, also gewissermaßen hinsichtlich der Sexualität heterozygote[1]) diploide Phase in eine männliche und weibliche haploide Phase aufgespalten. Sie besteht also in der einfachen monohybriden Aufspaltung in Haplophasen, kann daher nur bei Organismen mit ausgesprochener Haplophase, also reinen Haplonten, oder der Haplophase von Diplohaplonten vorkommen. Zuerst ist dieser Fall von Strasburger entdeckt worden, indem er zeigte, daß bei der Sporenbildung eines getrenntgeschlechtlichen Mooses je zwei der aus einer Tetrade hervorgehenden Sporen sich zu männlichen, die beiden anderen zu weiblichen Moosgametophyten entwickeln (Abb. 416 unten links). Was hier verteilt wird, sind natürlich nicht die eigentlichen Sexualpotenzen, sondern Geschlechtsdifferenziatoren (Correns) oder Realisatoren (F. v. Wettstein), die bewirken, daß nur das eine Geschlecht zur Ausbildung gelangt (vgl. hierzu S. 487 u. 503). Von reinen Haplonten gehören hierher die schon im Speziellen Teil beschriebene Geschlechtstrennung der niederen Volvocineen (*Gonium, Eudorina*), ferner vermutlich die Siphonee *Dasycladus* und noch manche andere Alge (Abb. 416 oben links, und schließlich auch viele Pilze: Zygomyceten, wie *Phycomyces* (s. o. S. 441), die Laboulbeniaceen und viele Hymenomyceten. Wenn hier, wie neuerdings Allen für Moose angegeben hat (s. Abb. 406, S. 487), Geschlechtschromosomen vorkommen, so ist das doch etwas wesentlich anderes als der Geschlechtschromosomenmechanismus der diploiden Tiere und Pflanzen. Beide Geschlechter sind hier haploid; dieser Modus kann daher als haplo-mendelistische oder azygot-mendelistische Geschlechtsbestimmung bezeichnet werden.

2) Bei der zweiten Art mendelistischer Geschlechtsbestimmung erstreckt sich die Geschlechtsdifferenzierung auch auf die diploide Phase. Sie findet sich bei allen getrenntgeschlechtlichen höheren Tieren und Pflanzen (Abb. 416 rechts). Die Geschlechtsbestimmung erfolgt hier durch zwei Akte, nicht, wie im vorigen Fall, durch einen (die einfache Reduktionsteilung), nämlich: Zuerst erfolgt bei der Reduktionsteilung in einem heterozygoten (heterogametischen) Geschlecht die Aufspaltung in Männchen- und Weibchen-bestimmende Gameten, und dann wird durch die Vereinigung mit den untereinander gleichartigen Gameten des anderen Geschlechts die eigentliche Geschlechtsbestimmung vollzogen (daher syngame Geschlechtsbestimmung). Auch hier handelt es sich natürlich nur um eine Aufteilung und Kombination von Geschlechtsdifferenziatoren, nicht von Sexualpotenzen (vgl. hierzu S. 487). Dieser zweite Typus kann erst indirekt aus dem ersten oder wahrscheinlich direkt von phänotypischer Geschlechtsbestimmung aus phylogenetisch abgeleitet werden. Der Heterochromosomenmechanismus, der ihn bewirkt, kann mithin nicht zur Grundlage einer allgemeinen (für alle Organismen gültigen) Theorie der Geschlechtsbestimmung und -vererbung benutzt

1) Genaueres über den Begriff „heterozygot" und die Aufspaltung siehe S. 527.

werden. Dieser Modus mag diplo-mendelistische Geschlechtsbestimmung genannt sein.

4. Außer den drei bisher erörterten Thesen verlangt nun eine allgemeine Sexualitätshypothese der Befruchtung noch eine weitere vierte Schlußfolgerung. Wir haben in unserer früheren Schilderung Fälle von

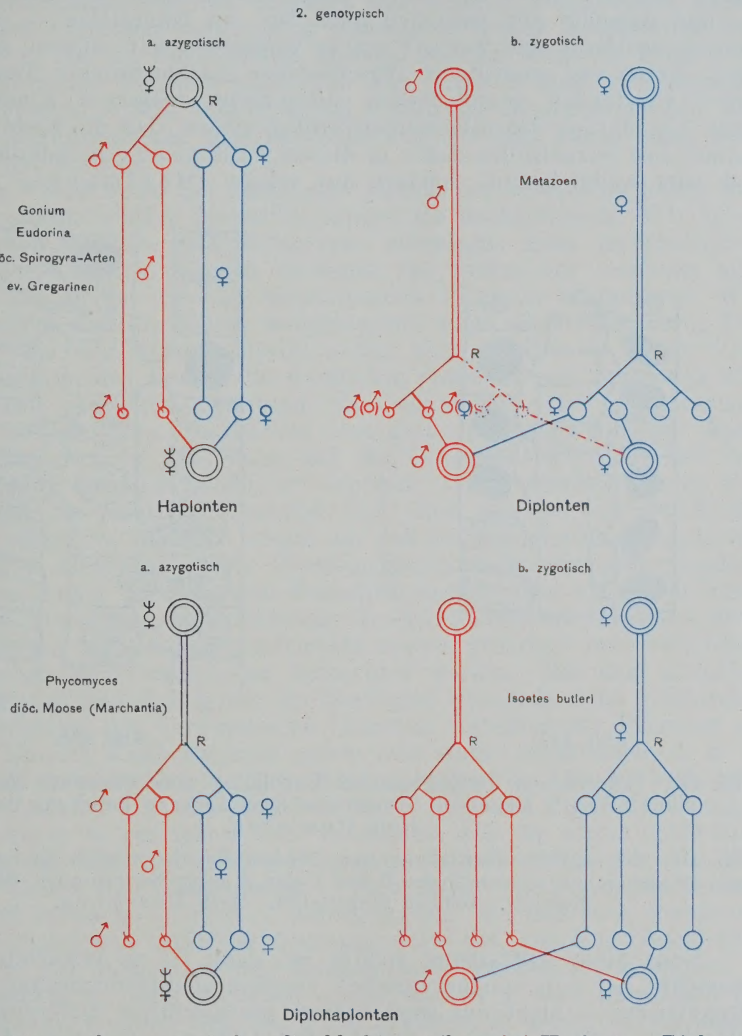


Abb. 416. Schema der genotypischen Geschlechtsverteilung bei Haplonten, Diplonten und Diplohaplonten. Zeichenerklärung wie in Abb. 415.

autogamer Befruchtung kennen gelernt, bei denen das männliche Geschlecht entweder überhaupt nicht zur Ausbildung oder wenigstens nicht zur Funktion gelangt. Wir hatten gesehen, daß in solchen Fällen die Befruchtung in Form einer Parthenogamie sich vollziehen kann, indem Kerne des weiblichen Geschlechtsorgans, des Oogons, paarweise kopulieren (wie bei *Humaria granulata*, s. S. 455, Abb. 367), oder zwei

weibliche Keimzellen, resp. eine weibliche und eine vegetative Zelle (wie bei den Uredineen, Abb. 379, S. 457). Derartige Fälle nötigen nun unbedingt zur Annahme, daß die Geschlechtsdifferenzierung (es handelt sich in diesen Fällen meist um eine phänotypische Geschlechtsbestimmung) nicht zu einer absoluten Trennung der Geschlechtstendenzen führt, und daß unter den Zellen resp. Kernen eines weiblichen Organs — und dasselbe gilt natürlich auch für ein männliches — wiederum stärker weibliche und weniger starke vorhanden sein müssen, also Zellen resp. Kerne von quantitativ verschiedener geschlechtlicher Tendenz, die unter Umständen geschlechtlich miteinander reagieren können. Man kann also daraus den allgemeinen Schluß ziehen, daß die weiblichen und männlichen Sexualzellen daher in diesem Falle nicht rein (absolut) männlich oder weiblich sind, sondern nur relativ (Hartmann).

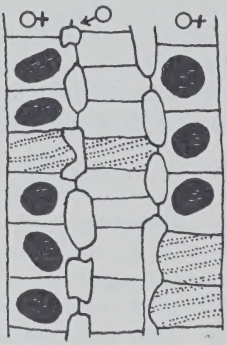


Abb. 417.

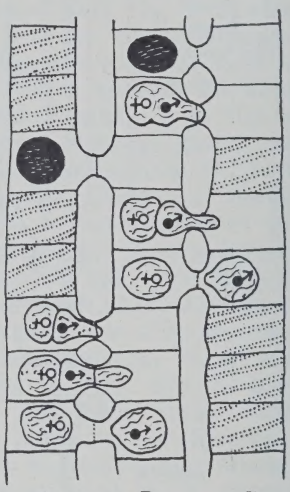


Abb. 418.

Abb. 417. Schematische Darstellung der Kopulation einer diöcischen *Spirogyra*-Art mit 3 Fäden, 2 männliche, 1 weiblicher miteinander in Beziehung tretend. Nach Hemleben.

Abb. 418. Schematische Darstellung einer 3fachen Kopulation einer diöcischen *Spirogyra*-Art, bei der der mittlere Faden B dem Faden A gegenüber männlich, dem Faden C gegenüber weiblich funktioniert. Nach Hartmann.

Falls diese Auffassung richtig ist, dann ist zu erwarten, daß — besonders bei rein phänotypischer Geschlechtsdifferenzierung niederer Organismen — nicht nur zwei extrem geschlechtlich differenzierte Geschlechter, sondern mehrere Geschlechtsstufen vorkommen, deren Vorhandensein sich dann experimentell nachweisen lassen muß.

Bis vor kurzem ließen sich nur einige gelegentliche Beobachtungen über die Kopulation von *Spirogyra*-Arten zugunsten einer relativen Sexualität in obigem Sinne anführen. Wir haben früher gesehen, daß bei diöcischen *Spirogyra*-Arten alle Zellen eines Fadens männlich oder weiblich sind. Auch bei mehrfacher Kopulation, d. h. wenn mehr als zwei Fäden miteinander in geschlechtliche Reaktion treten, tritt diese geschlechtliche Verschiedenheit des ganzen Fadens deutlich hervor

(Abb. 417). Unter reichem Material fanden nun sowohl Hartmann wie Czurda einige wenige Fäden, die teilweise Gemischtgeschlechtlichkeit zeigten, indem einzelne Zellen des Fadens B gegenüber den Zelln des Fadens A sich wie männliche Gameten, denen des Fadens C gegenüber aber wie weibliche Gameten verhielten, wobei aber keine regelmäßige Aufeinanderfolge der männlich und weiblich reagierenden Zellen wie bei den typischen monöcischen *Spirogyra*-Formen festzustellen war (Abb. 418). Da die betreffenden *Spirogyra*-Arten nicht zu kultivieren waren und exakte Versuche daher mit dem Material nicht vorgenommen werden konnten, so läßt sich in diesen Fällen der Einwand erheben, daß hier eine Verunreinigung und Bastardierung mit dem Faden einer monöcischen Art vorliege.

Neue Versuche an der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* haben nun aber eine solche relative Sexualität tatsächlich nachgewiesen. Wir haben früher schon gesehen, daß *Ectocarpus siliculosus* zwar morphologisch isogam, physiologisch dagegen anisogam ist, indem nur Gameten miteinander kopulieren, die von verschiedenen Pflanzen abstammen. Wir wissen ferner, daß die beiden morphologisch nicht unterscheidbaren Geschlechter bei dem Geschlechtsakt selbst sich deutlich in ihrem Verhalten unterscheiden, indem die weiblichen Gameten sich festsetzen und ihre Geißeln verlieren, während die männlichen sie umschwärmen (s. Abb. 407, S. 489). Es wurden eine große Zahl verschiedener *Ectocarpus*-Pflänzchen in der Weise auf ihr Geschlecht geprüft, daß ihre Gameten untereinander kombiniert wurden. Das Verhalten zweier Gametensorten bei positiver Reaktion ließ ohne weiteres ihr Geschlecht erkennen; negative Reaktion zeigte an, daß sie von gleichem Geschlecht waren. Die Mehrzahl dieser Kombinationen ergab normale bipolare Sexualität. Außer der normalen Sexualität konnte aber unter 600 Kombinationen 14mal eine sehr schwache Geschlechtsreaktion zwischen zwei Gametensorten des gleichen Geschlechts, sowohl zwischen zwei weiblichen wie zwischen zwei männlichen beobachtet werden. Bei den normalen Kombinationen ließ sich ferner ein deutlicher Unterschied im geschlechtlichen Verhalten der verwendenten Gameten verschiedener Pflanzen erkennen. Manche Kombinationen gaben sehr starke Reaktionen, d. h. in kurzer Zeit traten zahlreiche Befruchtungsgruppen (s. Abb. 407 b, S. 489) auf. Bei anderen trat die Reaktion später ein und die Befruchtungsgruppen waren in geringerer Zahl vorhanden, oder sie waren schließlich so gering, daß bloß 2, 3 in dem Präparat auftraten. Nach der Art der Reaktion ließen sich daher starke ♂ und starke ♀, desgleichen mittelstarke und schwache ♂ resp. ♀ unterscheiden. Bei den oben erwähnten Ausnahmereaktionen zwischen Gametensorten des gleichen Geschlechts handelte es sich immer um eine Kombination zwischen einem starken ♀ und schwachen ♀, resp. zwischen einem starken ♂ und schwachen ♂, und die Reaktion selbst fiel, wie schon erwähnt, in diesen Fällen immer sehr schwach aus.

An der Hand der beigegebenen Tabellen seien zwei solcher Versuche noch etwas genauer geschildert. Von den auf der Tabelle (Abb. 419) verzeichneten Kombinationen von 7 Pflanzen erwiesen sich die ♂♂ Nr. 3 und 11 immer als stark männlich, die ♀♀ Nr. 5 und 13 als stark weiblich, und zwar nicht nur an einem Versuchstage, sondern an mehreren. Die ♀♀ Nr. 4 und 7 dagegen stellten sich bei allen Kombinationen als schwache Weibchen heraus. Wie aus der Tabelle (Abb. 419) ersichtlich, reagierte nun das starke ♀ Nr. 13 mit dem schwachen ♀ Nr. 4

positiv, desgleichen mit dem schwachen ♀ Nr. 7. Da Nr. 4 und 7 auch gegenüber dem starken ♂ Nr. 3 und 11 sich immer als schwach weiblich erwiesen hatten, so kann man aus diesen Versuchen mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Gameten von Nr. 4 und 7 es sind, die in den betreffenden Kombinationen mit den stark weiblichen Gameten der Pflanzen Nr. 13 trotz ihrer allgemein weiblichen Konstitution als männliche Gameten fungierten.

	3♂	4♀	5♀	7♀	11♂	13♀	14♀
3♂	—	+	+	+	—	+	+
4♀	+	—	—	—	+	+	—
5♀	+	—	—	—	+	—	—
7♀	+	—	—	—	—	+	—
11♂	—	+	+	—	—	+	—
13♀	+	+	—	+	+	—	+
14♀	+	—	—	—	—	+	—

Fig. 419.

	31♀	32♀	33♂	35♂	38♂	40♂
31♀	—	—	+	+	+	+
32♀	—	—	+	+	+	+
33♂	+	+	—	+	—	—
35♂	+	+	+	—	+	—
38♂	+	+	—	+	—	—
40♂	+	+	—	—	—	—

Fig. 420.

Abb. 419. Die verschiedenen Kombinationen von 7 Pflanzen von *Ectocarpus siliculosus*. + bezeichnet positive, — negative Reaktion; 3 und 11 ♂♂; 4, 5, 7, 13, 14 ♀♀; das schwache ♀ Nr. 4 gab mit dem starken ♀ Nr. 13 positive Reaktion, desgleichen das schwache ♀ Nr. 7 und das schwache ♀ Nr. 14. Nach Hartmann.

Abb. 420. Kombination von 6 Pflanzen von *Ectocarpus siliculosus*. Nr. 33, 35, 38 und 40 = ♂; Nr. 31, 32 = ♀. Das schwache ♂ Nr. 35 reagiert positiv mit dem starken ♂ Nr. 33, desgleichen mit ♂ Nr. 38. Nach Hartmann.

In der Tabelle Abb. 420 ist ein entsprechender Versuch wiedergegeben, bei dem männliche Gameten miteinander positiv reagiert haben. Von den hier verwendeten 6 Pflanzen haben sich Nr. 33, 35, 38 und 40 als männliche erwiesen. Ganz lehrreich ist das genaue Protokoll.

Positive Kombinationen.

33 × 31 +++	35 × 31 +++	38 × 31 +++	40 × 31 +++
33 × 32 +++	35 × 32 ++	38 × 32 +++	40 × 32 ++
33 × 41 ++	35 × 34 +	44 × 41 ++	40 × 41 +++
33 × 43 +++	35 × 37 +	44 × 43 ++	40 × 43 ++
33 × 35 +	35 × 42 ++		
	35 × 38 +		

Negative Kombinationen.

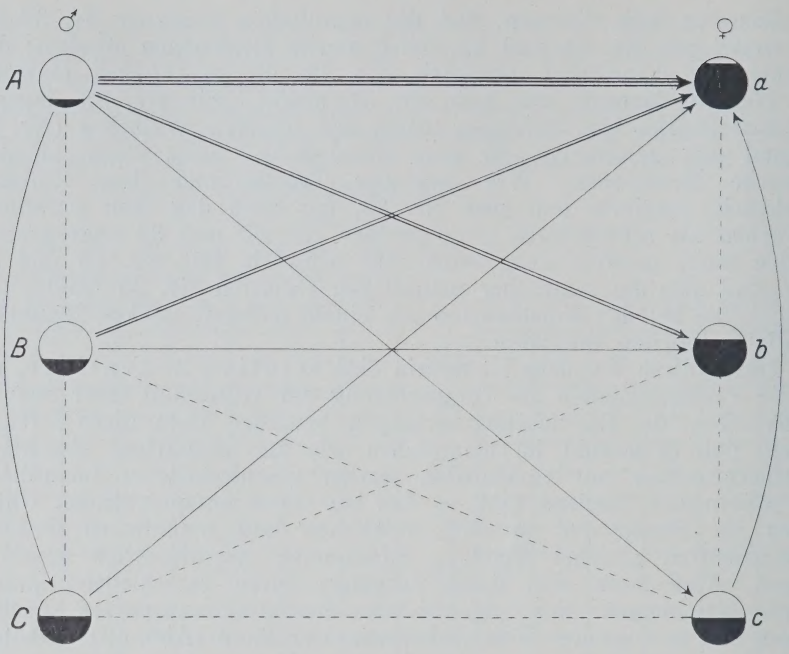
35 × 40 —	33 × 38 —	38 × 33 —
(35 × 44 —)	33 × 40 —	38 × 44 —
31 × 32 —	32 × 34 —	44 × 43 —
31 × 34 —		

♂: 33, 35, 38 und 40. ♀: 31 und 32.

Dasselbe läßt erkennen, daß die männlichen Gameten Nr. 33 mit den weiblichen Nr. 31 und 32 gleich starke Reaktionen ergaben; desgleichen die männlichen Gameten Nr. 38, die männlichen Gameten von Nr. 35 dagegen nur mit Nr. 31 starke, mit Nr. 32 dagegen nur mittelstarke bis schwache. Auch mit anderen Weibchen (Nr. 34, 37 und 42) zeigte Nr. 35 nur mittelstarke, meist sogar ziemlich schwache Reaktionen. Wie aus der Tabelle und dem Protokoll ersichtlich, reagierte nun aber Nr. 35, das nach den oben erwähnten Versuchen als schwächeres ♂ gegenüber Nr. 33 und 38 angesprochen werden muß, positiv, wenn auch sehr schwach, mit Nr. 33 und 38. Hier sind also die schwächer männlichen Gameten Nr. 35 fraglos diejenigen, die bei der Kombination mit einem anderen starken Männchen als die weiblichen fungieren.

Durch diese Versuche ist mithin eine relative Sexualität, wie sie die Parthenogamien als Voraussetzung der Gültigkeit einer Sexualitätshypothese der Befruchtung verlangen, bewiesen. Denn diese Versuche zeigen, daß es sowohl im männlichen wie im weiblichen Geschlecht Geschlechtszellen mit verschieden starker geschlechtlicher (männlicher wie weiblicher) Tendenz gibt, so daß bei einem entsprechenden Unterschied im Grade der an sich weiblichen und männlichen Tendenz Gametensorten gleicher Tendenz miteinander geschlechtlich reagieren können. Man kann sich diese Vorgänge durch verschiedene quantitative Mischungen der eigentlichen Geschlechtssubstanzen bedingt denken und in folgender Weise schematisch erklären (Abb. 421). Nehmen wir zunächst an, daß in jeder Geschlechtszelle resp. deren Kern eine bestimmtes Quantum von Geschlechtssubstanzen vorhanden sei, sagen wir rein willkürlich 6. In indifferentem Zustande wären dann 3 Teile weiblich, 3 männlich. Je nachdem die weibliche oder männliche Tendenz zum Überwiegen kommt, könnte sich dann das Verhältnis verschieben, so daß 4 weibliche Teile zu 2 männlichen, resp. 5 zu einem männlichen oder umgekehrt in jedem Kern vorhanden wären. Wir brauchen nun nur noch anzunehmen, daß zum Eintritt einer sexuellen Reaktion eine gewisse Differenz, ein gewisses Gefälle zwischen den beiden reagierenden Gametensorten vorhanden sein muß (nehmen wir willkürlich an, die Differenz zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtsteilen müßte mindestens 2 sein), und daß je nach der Größe der Differenz die Reaktion eine um so stärkere sein wird, so muß bei den verschiedenen Kombinationen das Resultat herauskommen, das die Versuche gezeigt haben. Durch den experimentellen Nachweis des Vorkommens von relativer Sexualität ist für die Richtigkeit einer allgemeinen Sexualitätshypothese der Befruchtung ein schwerwiegender Beweis erbracht. Und wenn wir auch noch weit entfernt sind von einem Verständnis dessen, was diese Sexualität eigentlich ist, so ist doch die Vorstellung, daß Sexualität die tiefste Ursache aller Befruchtung ist, heute die einzige, die allen tatsächlichen Beobachtungen und Versuchen, die auf diesem Gebiete vorliegen, gerecht wird.

Bisher haben wir noch nicht erörtert, inwieweit eine solche Sexualitätshypothese die Erscheinung der Befruchtung physiologisch zu erklären vermag. Daß eine solche sexuelle Spannung (quantitative Verschiebung der männlichen und weiblichen Sexualfaktoren) nicht nur die Befruchtungsbedürftigkeit verständlich machen, sondern auch den Tatsachen der Geschlechtsverteilung und Geschlechtsvererbung gerecht



A × a	+++	(5−1 = 4) (5−1 = 4)	B × a	++	(4−1 = 3) (5−2 = 3)
A × b	++	(5−2 = 3) (4−1 = 3)	B × b	+	(4−2 = 2) (4−2 = 2)
A × c	+	(5−3 = 2) (3−1 = 2)	B × c	−	(4−3 = 1) (3−2 = 1)
A × B	−	(5−4 = 1) (2−1 = 1)	B × C	−	(4−3 = 1) (3−2 = 1)
A × C	+	(5−3 = 2) (5−2 = 2)			
C × a	+	(3−1 = 2) (5−3 = 2)	a × b	−	(5−4 = 1) (2−1 = 1)
C × b	−	(3−2 = 1) (4−3 = 1)	a × c	+	(5−3 = 2) (3−1 = 2)
C × c	−	(3−3 = 0) (3−3 = 0)	b × a	−	(4−3 = 1) (3−2 = 1)

Abb. 421. Schema zur Veranschaulichung der Versuche über relative Sexualität. Weiß bedeutet den männlichen, schwarz den weiblichen Anteil an Geschlechtssubstanzen in den Gameten; die großen Buchstaben bedeuten männliche, die kleinen weibliche Gameten. In A und a kommen 5 Teile des einen Geschlechts zu einem Teil des anderen, in B und b 4 Teile zu 2, in C und c 3 Teile zu 3. (Streng genommen müßte in C ein Überschuß der männlichen Teile über die weiblichen (etwa 3,2 zu 2,8), umgekehrt in c ein Überschuß der weiblichen Teile vorhanden sein.) Die ausgezogenen Linien bedeuten positive Reaktionen, und zwar 3 Striche (3 Kreuze) starke, 2 Striche mittelstarke, ein Strich schwache. Die Richtung der Pfeile deutet das geschlechtliche Verhalten an, und zwar verhält sich jeder Gamet, auf den der Pfeil deutet, als weiblich zu dem, von dem der Pfeil ausgeht. Die Kombinationen zwischen den Gameten, die durch punktierte Linien verbunden sind, sind negativ. Die möglichen Kombinationen ergeben dann obige Resultate. Nach Hartmann.

würde, leuchtet ohne weiteres ein. Sie würde es aber auch ermöglichen, eine kausale Erklärung des Vorgangs der Befruchtung anzubahnen, da man annehmen kann, daß mit der Entstehung sexuell differenzierter Zellen oder Kerne in diesen zugleich die Spannung erzeugt wird, welche extrem differenzierte Zellen zur Vereinigung und zum Ausgleich der Differenz und somit zur Spannung bringen.

Natürlich kann man durch eine solche Vorstellung nicht jede einzelne Etappe, vor allem nicht in jedem Falle die eigentliche geschlechtliche Reaktion der Befruchtungsphänomene erklären. Denn wir haben früher schon gesehen, daß die Befruchtung nicht ein einzelnes Phänomen ist, sondern daß sich jeder Befruchtungsvorgang aus sechs einzelnen Etappen zusammensetzt, die wieder in drei Hauptgruppen, die präsexuellen, die sexuellen und die postsexuellen Phänomene zusammengefaßt werden können. An früherer Stelle haben wir auch schon gezeigt, daß bei den verschiedenen Organismen nicht nur die drei Hauptgruppen mehr oder minder voneinander getrennt und mit anderen Entwicklungsvorgängen verknüpft sein können, sondern auch fast jede der einzelnen sechs Etappen. Andere Entwicklungsvorgänge können und werden daher für das Zustandekommen einer einzelnen Etappe kausal unter Umständen eine hervorragendere Rolle spielen als das eigentliche sexuelle Moment. Die erste auslösende Erscheinung der gesamten Kette von Befruchtungsvorgängen ist aber immer die Herbeiführung einer sexuellen Spannung, und dieses erste Glied löst früher oder später, oft kausal verknüpft mit anderen Entwicklungsfaktoren, die nächstfolgende Etappe aus, die stets gesetzmäßig in der früher gekennzeichneten Reihenfolge eintritt. Nur in einfachsten Fällen, wie etwa bei monöcischen Spirogyraarten, also Haplonten mit phänotypischer Geschlechtsdifferenzierung, bei denen auf die sexuelle Differenzierung sofort die sexuelle Reaktion erfolgt, die wiederum direkt bei der Keimung der Zygote Synapsis und Reduktion im Gefolge hat, wäre ein solcher direkter Kausalzusammenhang möglich. Meist ist er jedoch durch andere eingeschobene Entwicklungsvorgänge und Koppelung einer einzelnen Etappe mit solchen geradezu verwischt. Ein Beispiel bietet die weite zeitliche Hinausschiebung der postsexuellen Phänomene (Synapsis und Reduktion) bei allen Diplonten, die hinter die präsexuelle (Geschlechtstrennung) der nächsten Sexualperiode verschoben und direkt mit der ersten Etappe der eigentlichen Sexualphänomene der nächsten Befruchtung gekoppelt sind. Ja sogar die einzelnen Etappen der eigentlichen Sexualphänomene, wie vor allem die Gametenkopulation und Karyogamie können bekanntermaßen weit auseinandergerissen und letztere (Etappe 4) zeitlich und kausal enger mit Synapsis und Reduktion (Etappe 5, 6) verknüpft sein, wie die Fälle von *Amoeba diploidea*, den Ascomyceten, Uredineen, sowie die gonomeren Kerne der Cladoceren zeigen.

So gelockert und verwischt die kausale Abhängigkeit der einzelnen Etappen der Sexualphänomene voneinander und vor allem von dem ersten auslösenden Glied auch sein mag, die gesetzmäßige Reihenfolge und die dadurch bedingte Abhängigkeit voneinander zeigt, daß trotzdem ein Kausalzusammenhang besteht, wenn auch bei den meisten komplizierteren Befruchtungsvorgängen andere innere Entwicklungsfaktoren dabei mitwirken und direkt die beherrschende Rolle spielen. Nur in diesem Sinne ist der Satz von der kausalen Auslösung der Befruchtung

durch die sexuelle Differenzierung zu verstehen, und nur in diesem Sinne kann die innerste Ursache und der eigentliche Kern der Befruchtungsphänomene im Sinne unserer Sexualitätshypothese aufgefaßt werden.

C. Vererbung.

1. Variabilität (Modifikationen).
   a) Modifikationen.
   b) Reine Linien (Klone).
   c) Dauermodifikationen.
2. Bastardierung.
   a) Der elementare Mendelismus.
      1. Monohybriden.
      2. Dominanz.
      3. Dihybriden.
      4. Kreuzungsneuheiten.
      5. Polymerie (multiple Faktoren).
      6. Mendelgesetze.
   b) Chromosomentheorie des Mendelismus.
   c) Die experimentellen Beweise der Chromosomentheorie.
      1. Vererbung bei Haploiden.
      2. Geschlechtsgebundene Vererbung.
      3. Koppelung.
         α) Absolute Koppelung.
         β) Faktorenaustausch (Crossing-over).
   d) Vererbung des Geschlechts.
      1. Geschlechtsbestimmung als mendelnde Eigenschaft.
      2. Intersexualität.
3. Mutationen.
   a) Faktoren- oder Genmutationen.
   b) Chromosomenmutationen.
4. Nicht mendelnde Vererbung.

Während bis zum Wendepunkt des Jahrhunderts die Vererbung, d. h. die Übertragung der Eigenschaften der Eltern auf die Kinder, eine der unbekanntesten Lebenserscheinungen darstellte, und in diesen Fragen mehr oder minder gewagte Hypothesen und unklare Vorstellungen die Stelle von wirklichem Wissen einnahmen, hat sich seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Vererbungsgesetze durch Correns im Jahre 1900 eine Vererbungswissenschaft entwickelt, die heute den Anspruch erheben kann, nicht nur eines der interessantesten, sondern auch der exaktesten Gebiete der wissenschaftlichen Biologie zu sein. Zu den Mendelschen Regeln gesellte sich noch die Untersuchung der Variabilitätserscheinungen in sog. reinen Linien von Johannsen und die durch die experimentellen Untersuchungen gewonnenen allgemeinen Gesetzmäßigkeiten ließen sich theoretisch sowie experimentell mit den cytologischen Ergebnissen in Verbindung bringen, die das Studium der Befruchtungs- und Reduktionsvorgänge gezeitigt hat. Diese wurden als der Mechanismus erkannt, der der experimentell ermittelten Regel- und Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt. Einen ganz besonderen Erfolg erzielte die Verknüpfung der Cytologie mit der experimentellen Erblichkeitsforschung (Genetik) in der Frage der Geschlechtsvererbung.

1. Variabilität (Modifikationen).

a) Modifikationen.

Wir beginnen mit der Besprechung der Variabilitätserscheinungen. Wenn man einzelne Individuen einer Tier- oder Pflanzenart resp. Rasse

miteinander vergleicht, so findet man, daß sie sich sowohl in ihren morphologischen Eigenschaften (z. B. Größe und Bezahnung der Blätter, Größe der Samen usw.) wie in ihren physiologischen Eigenschaften (z. B. größere oder geringere Widerstandsfähigkeit gegen Kälte, Hitze) mehr oder weniger weitgehend unterscheiden. Diese Verschiedenheiten kann man zum Teil zurückführen auf größere oder geringere Verschiedenheiten der äußeren Lebensbedingungen, wie Zufuhr von Nahrungsstoffen, von Licht, Wasser usw. Während vom gleichen Fundort stammende Individuen einer Art (Rasse) meist durch die verschiedenartigsten Übergänge miteinander verbunden sind (sog. fluktuierende Variation), trifft man bei Varianten einer Art, die von verschiedenen Fundorten stammen oder sonst unter stark verschiedenartigen Bedingungen sich entwickelt haben, oft so starke Unterschiede, daß der Systematiker geneigt ist, sie als besondere Rasse oder Art anzusprechen. Die uns am meisten interessierende Frage ist nun die, ob diese Varianten, die durch die Wirkung von Außenbedingungen hervorgerufen sind, auch auf die Nachkommen vererbt werden können.

Man kann nun an verschiedenen Typen einer Tier- und Pflanzenrasse zunächst überhaupt nicht unterscheiden, ob eine ihrer Eigentümlichkeiten erblich ist oder nicht, und bei getrenntgeschlechtlichen Formen können selbst Zuchtversuche nicht ohne weiteres zu diesem Ziel führen. Exakt prüfen läßt sich das (abgesehen von den später zu erörternden Kreuzungsversuchen) nur an solchen Formen, die sich entweder ungeschlechtlich oder eingeschlechtlich, parthenogenetisch, vermehren oder bei denen eine strenge Inzucht durch Selbstbefruchtung möglich ist. Solche Versuche mit erblich einheitlichem Material haben aber gezeigt, daß ein großer Teil der Eigenschaften, selbst solcher, die früher ohne weiteres als erblich angesprochen wurden, allein durch geringere oder größere Schwankungen der Lebensbedingungen hervorgerufen ist und daß selbst weitgehende Abänderungen von dem Mittelwert einer gewissen Eigentümlichkeit rein durch Außenbedingungen bedingt sein können und nicht vererbt werden. Einige Beispiele werden das am leichtesten klar machen.

In Salzseen und Salinen lebt ein kleines Krebschen, die *Artemia salina*, von dem man aus verschiedenen Örtlichkeiten eine große Anzahl von Unterarten, Arten, ja Gattungen beschrieben hat. In den 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts gab der Zoologe Schmankewitsch an, er habe die typische Art *Artemia salina* durch Veränderung der Salzkonzentration in die wesentlich anders gebaute *Artemia mühlhauseni* überführen können, ja es sei ihm gelungen, durch Zucht in ganz verdünnten Salzlösungen die Gattung *Artemia* in die naheverwandte Süßwassergattung *Branchipus* zu verwandeln. Er wollte also mit anderen Worten eine weitgehende experimentelle Verwandlung dieser Arten erzielt haben. Diese Angaben, die zu vielen Auseinandersetzungen über Vererbung erworbener Eigenschaften geführt hatten, haben neuerdings durch Untersuchungen von Abony und Hartmann (uned.) eine Aufklärung erfahren. Bei diesen Umwandlungen handelt es sich nicht um die Erzeugung neuer Rassen, Arten oder gar Gattungen, sondern es bleibt immer dieselbe Art, die aber je nach dem Salzgehalt des Wassers, in dem sie aufwächst, verschiedene Formen annimmt. In salzarmen Lösungen werden die gabelförmigen Anhänge des letzten Abdominalsegments vergrößert und abgegliedert sowie die Zahl der daransitzenden Borsten erheblich vermehrt (branchipusartig), während in stark salzhaltigen Lösungen die Borsten und schließlich auch die An-

hänge rückgebildet werden, und das ganze Abdomen im Verhältnis zu dem Oberkörper eine viel größere Länge annimmt (Abb. 422). Ja nicht nur die Form wechselt mit dem Salzgehalt, sondern auch die Art der Fortpflanzung, indem in schwachen Salzlösungen lebendige Junge geboren, im stärkeren dagegen beschalte Dauereier abgelegt werden. Zieht man aber die Nachkommen — die Vermehrung vollzieht sich bei den geprüften Formen rein parthenogenetisch — solcher in Bau und Lebensweise weit veränderter Formen wieder in der ursprünglichen Lösung auf, so nehmen sie wieder die Eigenschaften der typischen Ausgangsform *Artemia salina* an. Die morphologischen und physiologischen Eigenschaften sind eben trotz des hohen Grades der Abänderung nicht vererbbar.

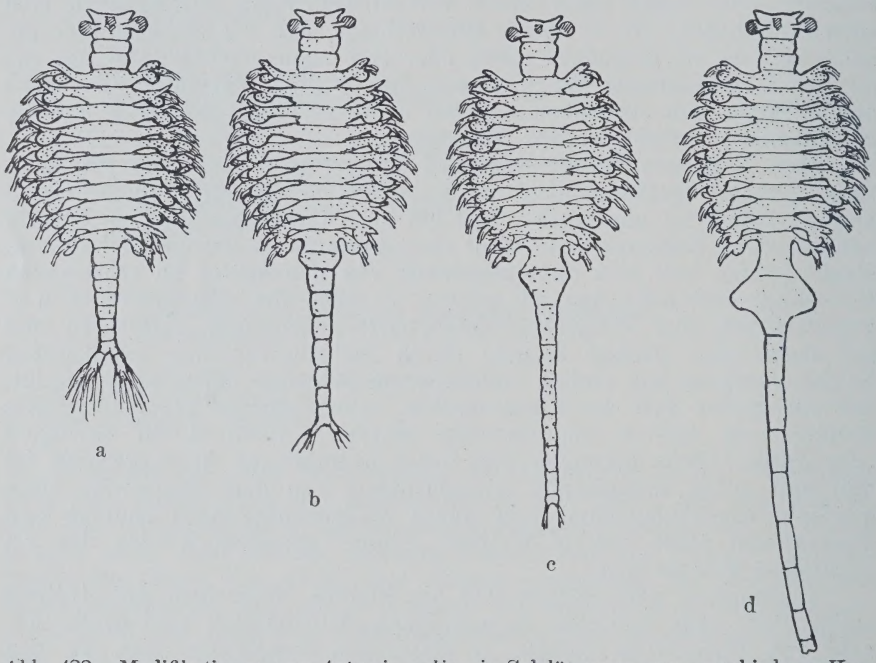


Abb. 422. Modifikationen von *Artemia salina* in Salzlösungen von verschiedener Konzentration. a aus sehr stark verdünntem Salzwasser (f. *Jelskii*, *Branchipus*-artig); b aus Salzwasser von spez. Gewicht 1012 (f. *arietina*, *typica*); c aus Salzwasser von spez. Gew. 1090 (f. *Mühlhauseni*); d aus Salzwasser von spez. Gew. 1142 (f. *Köppeniana*). Nach Abonyi 1915.

Daraus ergibt sich, nicht diese oder jene äußere Eigenschaft wird vererbt, sondern vererbt wird die Fähigkeit, unter bestimmten Bedingungen eine ganz bestimmte Form zu liefern, während unter anderen Bedingungen andere Formen zutage treten. Nicht die Eigenschaften des fertigen Individuums, deren Gesamtheit wir mit Johannsen als Phänotypus bezeichnen, sondern eine bestimmte Reaktionsfähigkeit, eine Reaktionsnorm wird vererbt, d. h. die Eigenschaft einer Erbanlage unter bestimmten Umweltskonstellationen im weitesten Sinn in bestimmter Weise zu reagieren. Die Anlage bringt dann unter bestimmten Bedingungen eine bestimmte Eigenschaft hervor. Veränderungen des Phänotypus, die nicht erblich sind, nennt man Modifikationen. Die innere erbliche Konstitution, der sogenannte Genotypus (Johann-

sen), d. h. die Gesamtheit der erblichen Anlagen oder Gene, bleibt dabei völlig unverändert.

Es sei noch ein weiteres Beispiel von Modifikationen aus dem Pflanzenreich geschildert. Es gibt rote, blaßrote und weiße Rassen der *Primula sinensis*, der chinesischen Primel, die völlig konstant sind, d. h. die unter gleichen Bedingungen immer wieder entsprechend gleiche Nachkommen erzeugen. Wenn man aber Pflanzen einer normalerweise rotblühenden Sippe[1]) in einem warmen Gewächshaus bei einer Temperatur von 30—35° aufwachsen läßt, andere dagegen bei 15—20°, dann erhalten die Warmhauspflanzen dieser roten Rasse weiße Blüten, während die bei 15—20° gezogenen normale rote Blüten aufweisen. Bringt man die weißblühenden Primeln wieder in ein kaltes Gewächshaus zurück, so bleiben zwar die vorhandenen Blüten weiß und

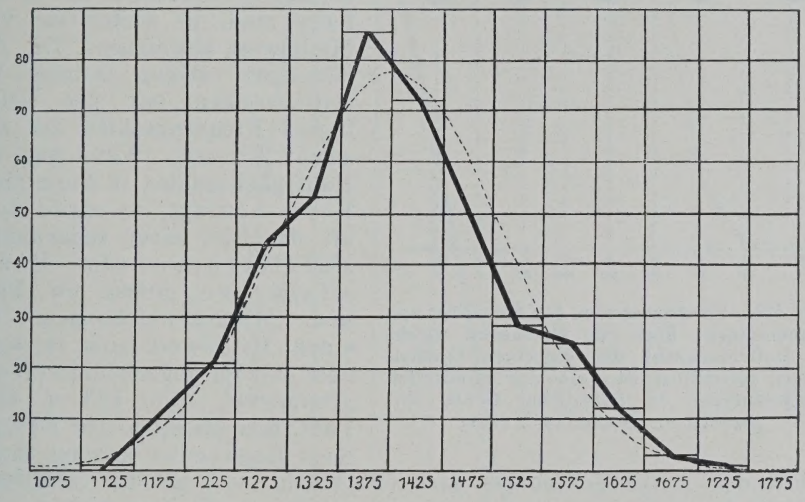


Abb. 423. Variationspolygon des Hirngewichts schwedischer Männer, nebst Darstellung der Umwandlung einer Treppenkurve in eine Binomialkurve und Vergleich mit der idealen Fehlerkurve (punktiert), Nach Pearl.

auch die in den nächsten Tagen aufblühenden sind weiß, aber die sich nach einigen Tagen entwickelnden Blüten zeigen wieder die „normale" rote Farbe. Auch hier ist also die Blütenfarbe, sonst eine Eigenschaft, nach der erblich verschiedene Rassen unterschieden werden, in auffallendem Maße von Außenbedingungen abhängig. Nicht weiße oder rote Blütenfarbe wird vererbt, sondern die Fähigkeit, bei niederer Temperatur rote, bei höherer weiße Blüten zu bilden.

Kleine Modifikationen (nicht erbliche Varietäten), die auf mehr oder weniger geringfügigen Unterschieden der Außenbedingungen beruhen, finden sich nun in der Regel bei allen, auch reinrassigen Beständen einer Tier- oder Pflanzenart selbst dann, wenn dafür Sorge getragen wird, daß die Außenbedingungen möglichst gleichartig sind. Da die verschiedenen Eigenschaften in der Regel von einer großen Anzahl von zusammenwirkenden Ursachen abhängig sind, so läßt sich eben prak-

1) Sippe nennt man mit Correns jede genotypisch einheitliche Gesamtheit von Individuen.

tisch völlige Gleichheit nicht erzielen und die einzelnen Individuen variieren immer mehr oder weniger stark untereinander. Wenn man eine große Anzahl Individuen einer solchen Rasse variationsstatistisch „aufnimmt", so ergibt sich meist eine gewisse Regelmäßigkeit hinsichtlich der Häufigkeit der Varianten. In der Regel sind diejenigen Individuen am häufigsten, welche in bezug auf eine Eigenschaft in der Mitte zwischen den extremen Plus- und Minusvarianten stehen, die ihrerseits um so seltener sind, je weiter sie vom Mittelwert abweichen. Die Abbildungen zeigen solche Variationsreihen mit den beigefügten Frequenzzahlen der einzelnen Klassen. Wenn man die Häufigkeitszahlen in Form einer Kurve aufträgt, so ergibt diese oft das Bild einer sogenannten Zufallskurve oder Binomialkurve, indem die Plus- und Minusabweichungen um einen Mittelwert sich in mehr oder minder regelmäßiger Weise gruppieren (Abb. 423 u. 424). Läßt man dagegen den Bestand einer Rasse unter anderen modifizierenden Außenbedingungen sich entwickeln, so zeigt die variationsstatistische Aufnahme eine mehr oder minder weite Verschiebung der

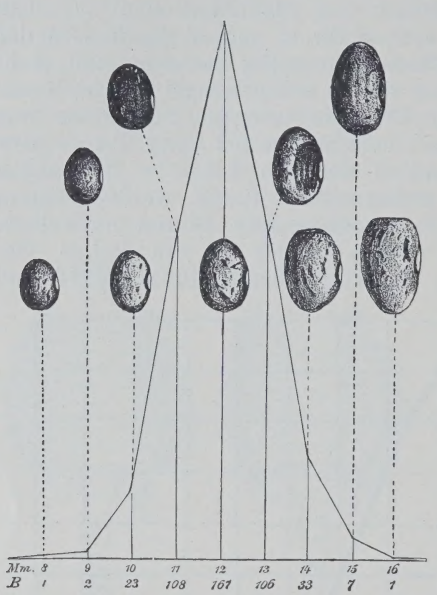


Abb. 424. Variationskurve für die Größe von Bohnensamen; über den Ordinaten, welche die Individuenzahl der einzelnen Größenklassen bezeichnen, ist je eine der betreffenden Variantentypen in natürlicher Größe eingezeichnet. Nach De Vries.

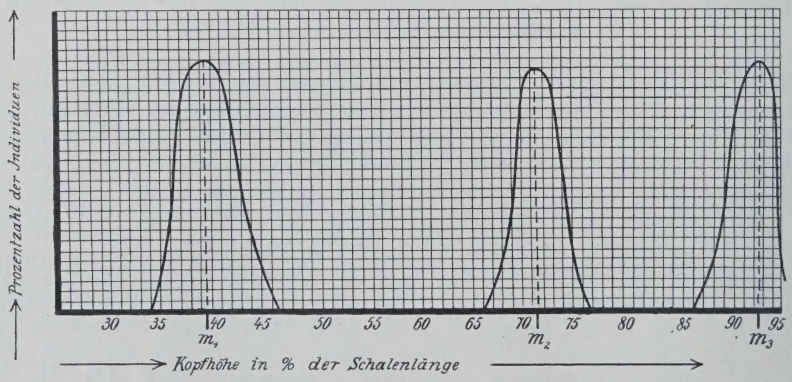


Abb. 425. Vollständige Verschiebung der Kurven für Kopfhöhe von *Hyalodaphnia* bei steigender Ernährung. Nach Woltereck.

Mittelwerte nach der Plus- oder Minusseite, ja sie kann völlig über die Plus- oder Minusseite verschoben sein (Abb. 425). Bei Rückversetzung

unter die ursprünglichen Bedingungen ergibt auch die Kurve wieder die ursprünglichen Werte.

b) Reine Linien (Klone).

Neben diesen von einzelnen Außenbedingungen abhängigen Modifikationen gibt es aber auch innerhalb des Bestandes (der Population)

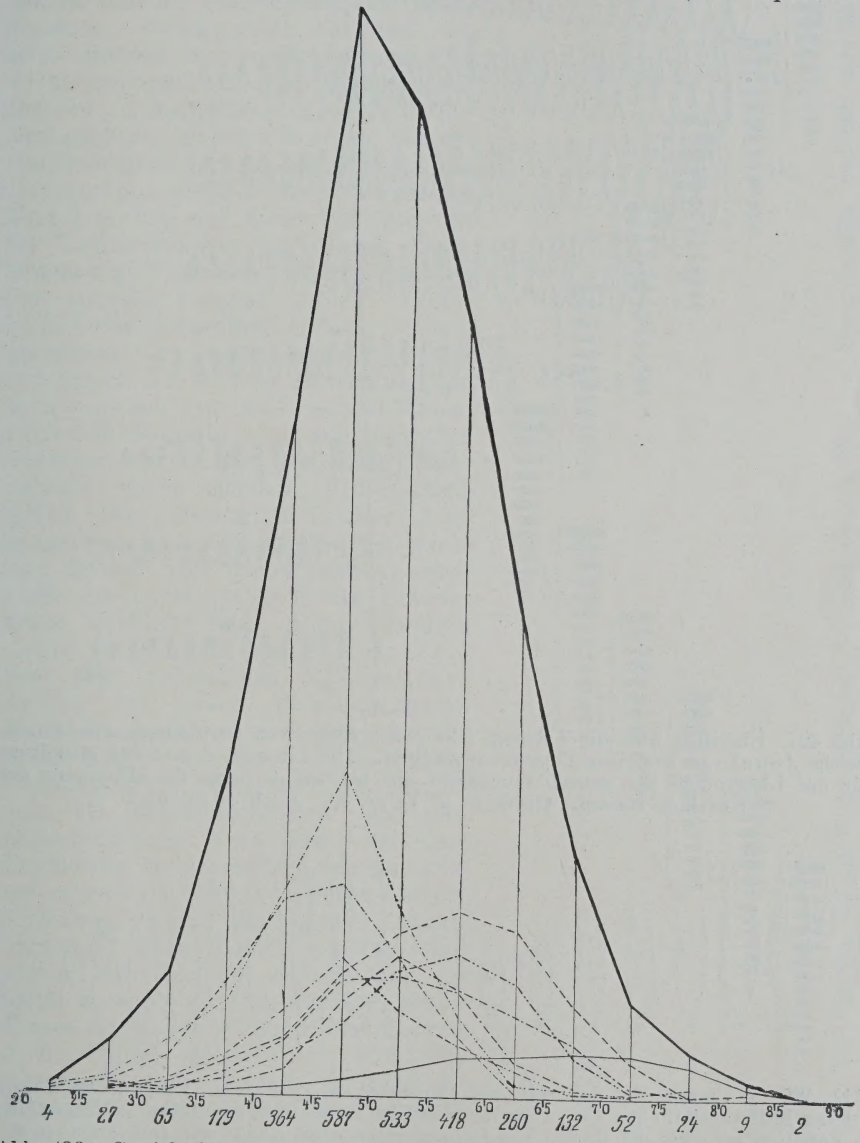


Abb. 426. Gewichtskurven von 8 reinen Bohnenlinien (A—H) sowie Kurve des Gesamtmaterials. I Die Gewichtsklassen in cg. II Anzahl Bohnen (des Gesamtmaterials), die jeweils in eine solche Klasse gehören. ——— Linie A; ------ Linie B; -.-. Linie C; -..-.. Linie D; ---.--- Linie E; --..--.. Linie F; -...-... Linie G; --.--. Linie H. Die ausgezogene Kurve bezieht sich auf das Gesamtmaterial. Nach Johannsen.

einer scheinbar einheitlichen Rasse Variationen, die äußerlich von den nicht erblichen nicht unterschieden werden können, aber erblich sind.

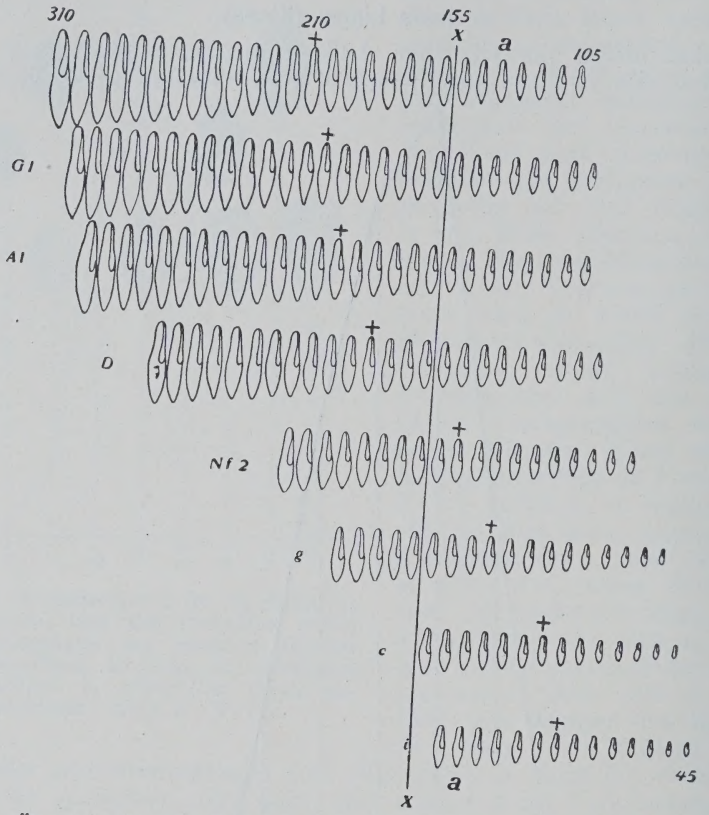
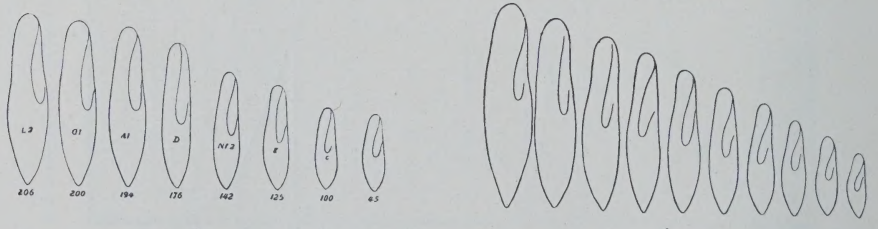


Abb. 427. Übersicht über die 8 Rassen oder reinen Linien von *Paramaecium caudatum*, welche Jennings aus einer Population züchtete. Die Linie ×× gibt den Mittelwert für das Längenmaß der ganzen Population an, bei den + liegen die Mittelwerte der einzelnen Rassen. Größe in μ, Vergr. 43. Nach Jennings.



a b

Abb. 428. a Umrisse der 8 Rassen von *Paramaecium caudatum*. Unter jedem Umriß ist der Mittelwert für die Länge der betreffenden Rasse in μ angegeben. (Vergr. 170.) b Variation bei einer der Rassen von *Paramaecium caudatum*, deren Individuen in der Länge zwischen 80 und 250 μ variieren. Vergr. 170. Nach Jennings.

Es ist das große Verdienst von Johannsen, durch exakte Zuchtversuche sowie theoretisch die hier vorliegenden Verhältnisse aufgeklärt

zu haben. Wenn man Proben einer käuflichen Bohnensorte, z. B. der Prinzeßbohne, aussät und die geernteten Bohnen variationsstatistisch untersucht, so zeigt sich, daß in bezug auf Größe oder Gewicht die geernteten Bohnen sich völlig in eine normale binomiale Kurve einordnen. Daraus pflegte man früher zu schließen, daß es sich um eine einheitliche Rasse handelte. Johannsen hat nun einzelne Bohnen von verschiedenem Gewicht ausgesät und von diesen durch Inzucht (Selbstbefruchtung) Nachkommen gezogen, wobei sich ergab, daß die Nachkommen der großen Bohnen im Durchschnitt größere waren als die der kleineren, und daß diese Verschiebung der Variationskurve bei diesen Nachkommen sich auch in weiteren Zuchten (bei strenger Inzucht) erhielt. Innerhalb dieser stets durch Inzucht weitergezogenen „reinen Linie“ erwies sich jedoch eine Auslese als wirkungslos, auch wenn man extreme Plus- und Minusvarianten isolierte; die nun erreichte Variationskurve blieb in allen Nachzuchten unter gleichen Bedingungen gleich. Die scheinbar einheitliche Ausgangsrasse war also, das ist der wichtige Schluß von Johannsen, noch nicht die letzte systematische Einheit, keine wirklich reine Sippe, sondern stellte ein Gemisch, eine Population, von sehr zahlreichen Elementararten dar, deren Variationskurven übereinandergreifen und eine einheitliche Kurve ergaben. Diese letzten Elementararten, die nur durch Inzucht oder bei ungeschlechtlicher oder parthenogenetischer Vermehrung aus einer Population heraus isoliert werden können, nannte Johannsen **reine Linien.** Johannsen hat eine große Anzahl derartiger reiner Linien aus den käuflichen Bohnensorten isoliert und genauer untersucht. Die einzelnen reinen Linien zeigen ganz verschiedene Kurven, deren Gipfel (Mittelwerte) zum Teil weit auseinander liegen, während die Summe aller eine einheitliche Binomialkurve geben (Abb. 426). Die Versuche zeigten klar, daß die äußere Erscheinungsweise, der Phänotypus über die erbliche Konstitution nichts auszusagen vermag. Diese letzte, der Genotypus, kann nur nach Isolierung und Nachzucht von Einzelindividuen (oder durch die später

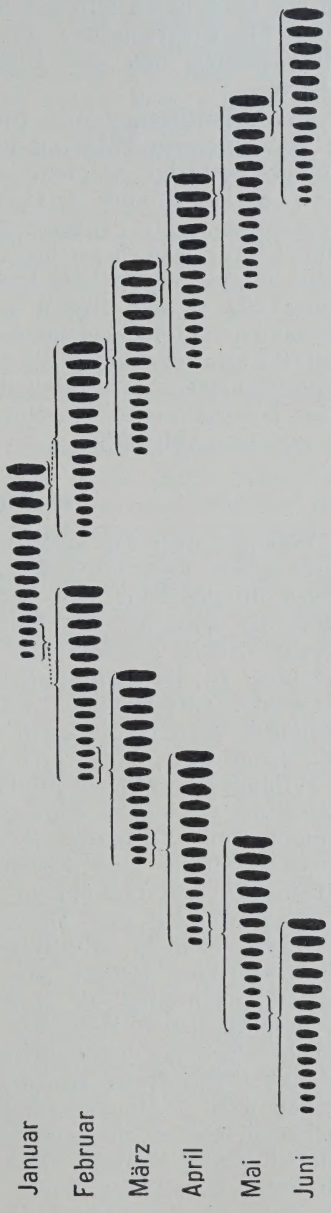


Abb. 429. Schema, das die Wirkungslosigkeit der Selektion von Plus- und Minusvarianten innerhalb eines Klones von *Paramaecium* zeigt. Nach Jollos.

zu besprechenden Bastardierungsversuche) festgestellt werden, da fast alle Außenmerkmale der kleinsten elementaren systematischen Einheiten transgredierend modifizierbar sind, d. h. die durch die Außenbedingungen veranlaßte Variationsbreite der Merkmale einer reinen Linie greift nach oben wie nach unten teilweise auf die anderer nahestehender Linien über, so daß die Plusvarianten mit den Minusvarianten einer zweiten, die Minusvarianten mit den Plusvarianten einer dritten Linie übereinstimmen.

Die Versuchsergebnisse von Johannsen sind bei parthenogenetisch sich vermehrenden Pflanzen und Tieren sowie bei Protisten in weitem Umfange bestätigt worden. Besonders instruktiv sind die Versuche von Jennings und Jollos an Infusorien, dem Pantoffeltierchen *Paramaecium*. Die Infusorien pflanzen sich ungeschlechtlich durch Teilung fort; man bezeichnet die aus einem einzigen Individuum erhaltene Nachkommenschaft hier in der Regel als Klone. Auf der Abbildung 427 u. 428 finden wir 8 durch verschiedene Größe deutlich voneinander unterschiedene Klone von Paramaecien dargestellt, deren einzelne Variationskurven aber transgredieren, so daß die Aufnahme der Gesamtpopulation eine einheitliche binomiale Kurve ergibt. Die Selektion innerhalb eines einzelnen Klones erwies sich aber auch hier völlig wirkungslos (Abb. 429).

c) Dauermodifikationen.

Versuche über die modifizierende Einwirkung verschiedener Temperaturen sowie über Giftgewöhnung, die Jollos an Klonen von Paramaecien durchgeführt hat, haben weiterhin interessante Ergebnisse erbracht, die zunächst die Erblichkeit der Modifikationen zu erweisen schienen. Neben gewöhnlichen Modifikationen, die bei Zurückbringung der Kultur in die ursprünglichen Bedingungen ohne weiteres in kurzer Zeit wieder verschwunden waren, wurden in anderen Versuchen Veränderungen erzielt, die auch bei Wiederherstellung der Außenbedingungen lange Zeit, unter Umständen viele Monate und durch hunderte von Teilungsgenerationen hindurch erhalten blieben. So wurde z. B. eine Abzweigung von einem Klon erhalten, der eine Konzentration von 5:100 arseniger Säure dauernd vertrug, während der Ausgangsstamm normalerweise durch eine Lösung von 1,1:100 abgetötet wird. In der Giftfestigkeit, der Gewöhnung der Tiere an das Gift liegt ein Fall von sog. Anpassung vor. Diese Giftfestigkeit blieb auch erhalten, wenn die Paramaecien in arsenfreien Medien weitergezüchtet wurden. Erst nach arsenfreier Kultur von über siebenmonatlicher Dauer war der Beginn, nach über 10 Monaten der Abschluß einer Rückbildung zum ursprünglichen Verhalten des Stammes festzustellen. Ein anderer Versuch zeigt ein allmähliches Zurückgehen der Giftfestigkeit nach 4 Monaten arsenfreier Kultur, bei einem Seitenzweige dagegen, in dem es schon nach 1 Monat arsenfreier Weiterzucht zur Konjugation kam, verschwand sie bei den aus den Exkonjuganten hervorgegangenen Kulturen mit einem Schlage. Trotzdem die experimentell erzeugte Veränderung unter Umständen durch Hunderte von Teilungsschritten erhalten blieb, kann es sich hierbei doch nicht um eine Abänderung des Genotypus handeln, weil bei einer solchen in keinem Falle ein allmähliches „Abklingen" beobachtet worden ist. Der Genotypus ist unbeeinflußt, „da eben die Veränderung langsam bei vegetativer Vermehrung, mit

einem Schlage durch Konjugation zum Schwinden gebracht wurde. Es handelt sich um Dauermodifikationen" (Jollos).

Durch Einwirkung von Calciumsalzen ließ sich bei anderen Klonen von *Paramaecium* eine wesentliche Herabsetzung der Teilungsrate erzielen, die ebenfalls Hunderte von Generationen hindurch auch bei Zurückbringung der Kulturen in die ursprüngliche Kulturflüssigkeit erhalten blieb. In diesem Falle konnte auch das Verhalten der Dauermodifikationen nach einer Parthenogenese (s. S. 497) geprüft werden, und es zeigte sich, daß sie mehrere Parthenogenesen, ja sogar eine Konjugation zu überdauern vermochten. Aber schließlich trat auch schon bei rein vegetativer Vermehrung allmählich wieder die Rückkehr zum Ausgangsverhalten ein. Gerade die Prüfung des Verhaltens dieser Dauermodifikationen nach Auslösung von Konjugationen oder Parthenogenese zeigt deutlich, daß die dem Stamm aufgezwungene Veränderung nicht an dem Mikro- oder Makronukleus liegen kann, sondern offenbar an das Protoplasma gebunden ist. Da in allen diesen Fällen im Laufe der vegetativen Vermehrung stets die Rückkehr zur Norm erfolgt, wenn auch oft erst nach langer Zeit, so handelt es sich hier nicht um eine Veränderung der genotypen Grundlage; es liegen keine Mutationen, sondern eben Dauermodifikationen vor.

Auch abnorme Schalenbildungen bei Thecamoeben können eine solche Vererbung von Modifikationen vortäuschen, da sie durch Selektion isoliert, ja gesteigert und durch mehrere Generationen erhalten werden können. Jennings und seine Schüler haben zunächst auf Grund derartiger Resultate geglaubt, in der Tat durch Selektion neue erbliche Eigenschaften innerhalb von Klonen erhalten zu haben, doch die genauere und längere Durchführung der Versuche von Jollos ergab, daß es sich auch hier nur um Dauermodifikationen handelt, die nach einiger Zeit wieder abklingen.

Solche Dauermodifikationen, Nachwirkungen von Modifikationen, sind nicht nur von Mikroorganismen sondern auch von höheren Pflanzen und Tieren bekannt, wenn auch nicht in diesem Umfang. Sie haben früher (vielfach noch heute) zu dem Fehlschluß Veranlassung gegeben, daß durch solche Versuche eine sogenannte „Vererbung erworbener Eigenschaften" bewiesen sei. Doch liegt ein Beweis für eine Vererbung von Modifikationen bisher in keinem Falle vor. Daß solche Nachwirkungen sehr häufig vorkommen, selbst bei vielzelligen Tieren, ist nicht weiter verwunderlich. Denn einmal haben ja nicht nur auf die Eier, sondern oft auch noch auf die sich entwickelnden Embryonen dieselben Einflüsse eingewirkt, denen das Muttertier ausgesetzt war. Dazu kommt noch, daß die dadurch bewirkten plasmatischen Veränderungen lange Zeit weitergeführt werden können. Eine weitere Fehlerquelle ist in dem Umstand zu erblicken, daß die meisten Versuche überhaupt nicht an erblich einheitlichem, gut analysiertem Material durchgeführt worden sind. Die Vererbung einer Modifikation ist bisher in keinem Falle erwiesen. Überall dort, wo die Versuche einwandfrei ausgeführt wurden, ergaben sie, daß eine einfache Modifizierbarkeit nicht vererbbar ist.

2. Bastardierung.

Als die fruchtbarste Methode, um die erbliche Konstitution einer Pflanzen- oder Tierrasse zu erschließen, hat sich die Kreuzung rein gezüchteter Rassen erwiesen, die in nur einer oder in wenigen Eigen-

schaften sich unterscheiden. Der Brünner Augustinerpater Gregor Mendel hat in den 60er Jahren des vorigen Jahrhunderts als erster derartige Versuche ausgeführt, die ihn höchst bedeutungsvolle Gesetzmäßigkeiten erkennen ließen. Doch blieben diese Entdeckungen zunächst ohne allen Einfluß auf die Forschung und erst seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln im Jahre 1900 durch Correns, de Vries und Tschermak erkannte man ihre große Bedeutung. Im Anschluß daran entwickelte sich die experimentelle Vererbungslehre, die heute vielfach direkt als Mendelismus bezeichnet wird.

a) Der elementare Mendelismus.

1. Monohybriden.

Wenn man zwei Rassen der Wunderblume *Mirabilis jalapa*, die sich derart in ihrer Blütenfarbe unterscheiden, daß die eine rotblühend, die andere weißblühend ist, kreuzt (man nennt die Eltern einer Kreuzung

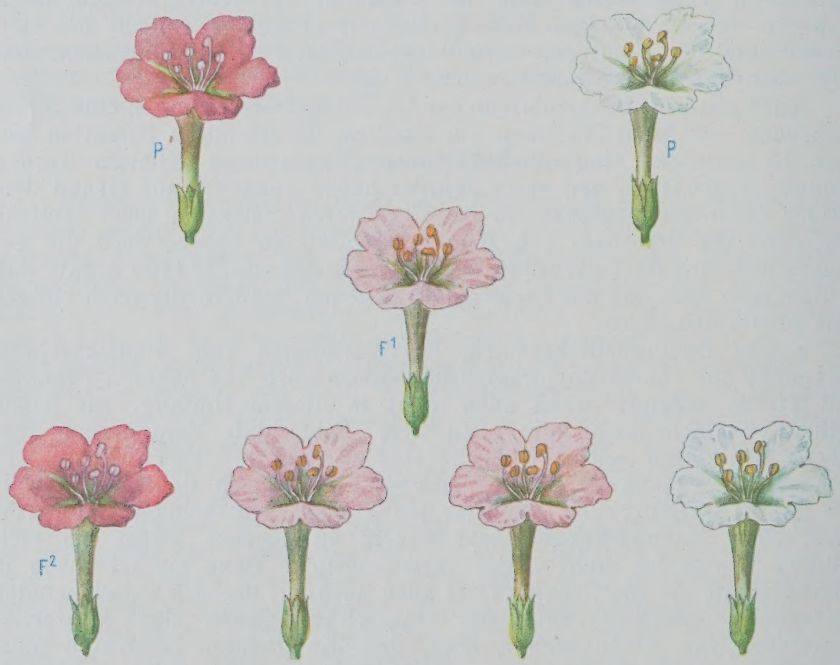


Abb. 430. Kreuzung von *Mirabilis jalapa alba* × *M. jalapa rosea* und das Verhalten in F_1 und F_2. Nach Correns aus Weismann.

Paternal- oder kurz P-Generation), so haben die Nachkommen (die erste Kind- oder Filialgeneration, kurz F_1-Generation genannt) alle rosa Blüten. Die Blütenfarbe dieser Bastarde weist also einen Charakter auf, der zwischen dem der beiden Eltern steht; der Bastard ist intermediär (Abb. 430). Wenn man die Narben solcher Bastarde mit dem Pollen von Geschwistern bestäubt, so erhält man eine Nachkommenschaft (F_2-Generation), die aus dreierlei Pflanzen besteht, rosablühende, rotblühende und weißblühende, und zwar ergibt die Auszählung

der einzelnen Erscheinungstypen, daß ganz genau ein Viertel der Pflanzen rote, ein Viertel weiße und zwei Viertel rosa Blüten aufweisen.

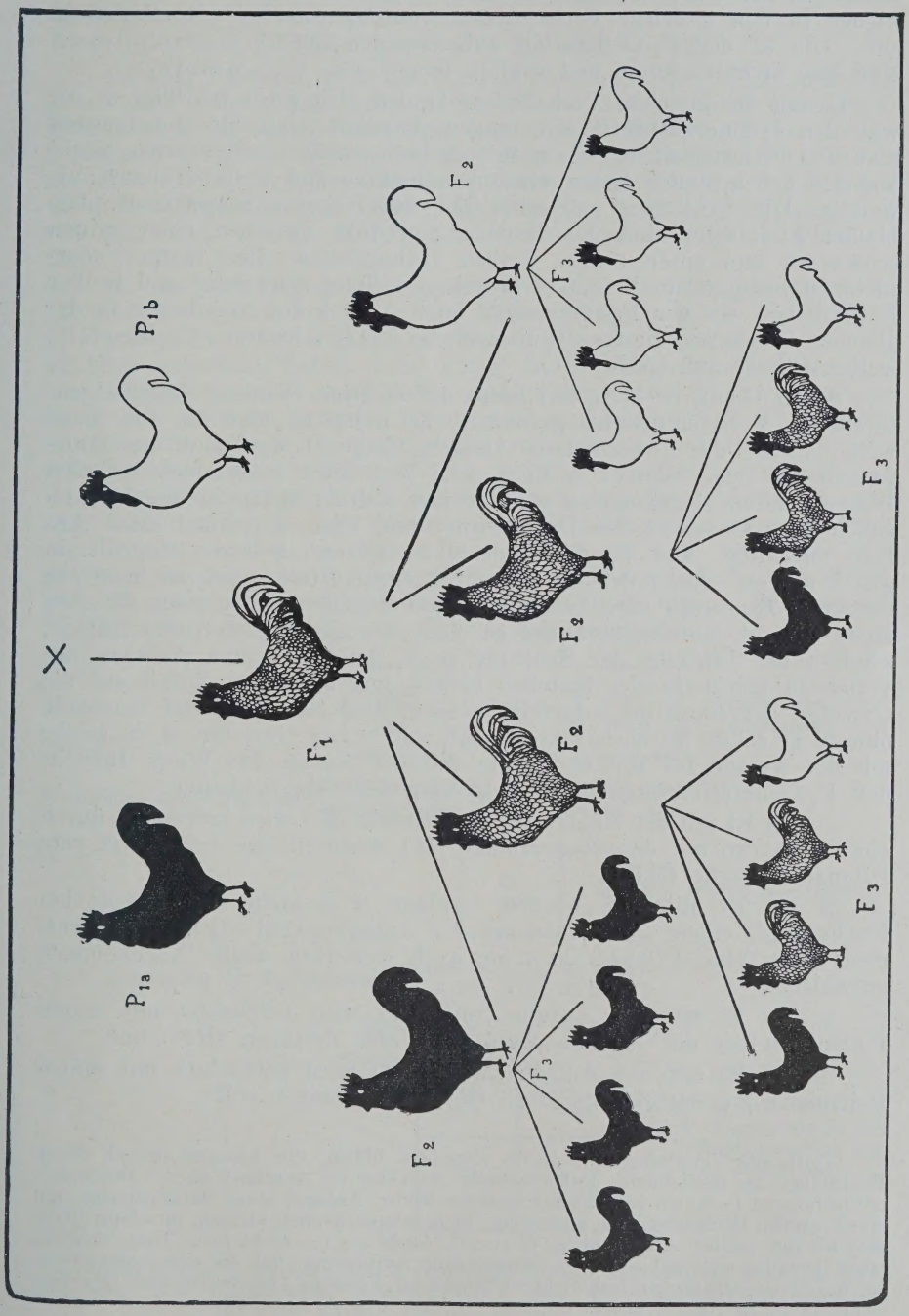


Abb. 431. Kreuzung einer schwarzen und weißen Hühnerrasse, die in F_1 Andalusier ergeben. Beispiel des Mendelns von einem Merkmalspaar bei intermediärer Vererbung. Nach Castle aus Dürken.

Die rotblühenden Pflanzen ergeben nun bei Inzucht stets rein rotblühende Nachkommen, die weißblühenden entsprechend rein weißblühende. Die rosablühenden Formen dagegen spalten in der folgenden Generation wieder in den gleichen Verhältnissen von $^1/_4$ rot : $^2/_4$ rosa : $^1/_4$ weiß auf. Die in der F_1-Generation aufgetretenen „rosa" Bastardpflanzen sind also nicht rasserein und spalten immer auf; sie „mendeln".

Genau die gleichen Verhältnisse finden sich auch bei Tieren. So war den Hühnerzüchtern seit langem bekannt, daß die sogenannten blauen Andalusier nicht rein weiter züchten, sondern unter ihren Nachkommen neben blauen immer einzelne schwarze und weiße Hühner aufweisen. Die Erklärung gab auch hier das Kreuzungsexperiment. Die blauen Andalusier sind das Kreuzungsprodukt zwischen einer reinen schwarzen und einer reinen weißen Hühnerrasse. Das blaue Federkleid ist bedingt durch feinste Mosaikverteilung schwarzer und weißer Farbteilchen. In der F_2-Generation spalten auch die Andalusier in der gleichen Weise wie die rosa Wunderblume in $^1/_4$ schwarze : $^2/_4$ blaue : $^1/_4$ weiße Hühner auf (Abb. 431).

Schon Gregor-Mendel hatte die richtige Deutung dieser eigentümlichen Vererbungsweise gefunden. Er nahm an, daß die rote bzw. weiße Farbe durch besondere Anlagen, heute nennt man sie Erbfaktoren oder Gene, bedingt sei. Bei einer reinrassigen weißen Pflanze, deren Nachkommen weiß blühen, würden beiderlei Geschlechtszellen oder Gameten, die Pollenkörner und Eier, je einmal diese Anlage enthalten, und in den Individuen wären sie dann doppelt in gleicher Weise vorhanden, in der rotblühenden Pflanze entsprechend. In der rosa Bastardpflanze vereinigen sich dagegen nicht etwa die Anlagen für rot- und weißblühend zu einer einzigen neuen (rosa) Anlage, sondern die Tatsache der Spaltung zeigt, daß die beiden Anlagen unvermischt nebeneinander bestehen bleiben und nach dem Zufall auf die Gameten der Bastarde aufgeteilt werden. Der Bastard bildet demnach, obwohl er selbst Mischcharakter zeigt, nur reine Gameten, d. h. solche mit der Anlage für Rot und solche mit der Anlage für Weiß. Inzucht der F_1-Generation ergäbe die folgenden vier Möglichkeiten:

1. Ein Ei mit der Anlage für rote Blüten (**R**) wird befruchtet durch ein Pollenkorn mit derselben Anlage (**R**), wodurch eine reinrassige rote Pflanze entsteht (**RR**);

2. ein Ei mit der „weißen" Anlage (**r** = nicht rot)[1]) wird befruchtet mit einem Pollenkorn mit der Anlage „weiß" (**r**), und es entsteht dann eine Pflanze (**rr**), die auch weiterhin weiße Nachkommen aufweist;

3. ein Ei mit der Anrale „rot" (**R**) wird befruchtet mit einem Pollenkorn mit der Anlage „weiß" (**r**), also Pflanzen (**Rr**), und

4. ein Ei mit der Anlage „weiß" (**r**) wird befruchtet mit einem Pollenkorn mit der Anlage „rot" (**R**), also Pflanzen (**rR**).

---

1) In der Vererbungslehre ist es allgemein üblich, die Anlagen einfach durch Buchstaben zu bezeichnen. Dabei schreibt man aber im Anschluß an die Dominanzerscheinungen (s. unten S. 528) nur eine der beiden Anlagen eines Merkmalpaares mit einem großen Buchstaben, die andere mit dem entsprechenden kleinen, im obigen Falle also für die „weiße" Anlage nicht W (weiß), sondern r (= nicht rot). Diese Schreibweise gründet sich auf die heute aufgegebene Auffassung, daß die eine Anlage eines solchen Merkmalpaares einfach nicht vorhanden sei (Presence-Absence-Theorie). Da diese Schreibweise in vieler Hinsicht bequemer ist, hat man sie beibehalten.

Bei einer genügend großen Zahl von Befruchtungen und Nachkommenschaft werden natürlich der Wahrscheinlichkeit entsprechend diese möglichen 4 Kombinationen in ungefähr gleicher Zahl auftreten, in unseren Symbolen geschrieben also:

$^1/_4$ **RR**, $^1/_4$ **rr**, $^1/_4$ **Rr** und $^1/_4$ **rR**.

Da aber Bastarde zwischen rot und weißblühenden Pflanzen immer gleich rosa blühend sind, gleichgültig, ob die Anlage durch das Pollenkorn oder durch das Ei übertragen ist, so sind die beiden letzten Kombinationen identisch. Wie ersichtlich, stimmen die Folgerungen, die sich aus diesen völlig hypothetischen Annahmen ableiten lassen, mit den tatsächlichen Ergebnissen des Kreuzungsversuches vollkommen überein, und wie wir sehen werden, nicht nur in diesen, sondern auch in allen anderen Fällen.

Es hat sich allgemein eingebürgert, die Vererbungsversuche in „Erbformeln", in denen große und kleine Buchstaben die betreffenden Merkmalspaare oder Erbfaktoren bezeichnen, zu beschreiben, wie wir sie eben angewandt haben. Eine Form, die in bezug auf einen bestimmten Erbfaktor rein ist, und daher hinsichtlich dieses Faktors nur eine Sorte von Gameten erzeugt, nennt man homozygot (gleichgepaart); Formen, die jedoch in einem (oder in mehreren) Erbfaktoren verschiedene Faktoren von Vater und Mutter erhalten haben heterozygot. Je 2 einander entsprechende Eigenschaften, wie rot und weiß, nennt man Allelomorphe oder Mendelsche Merkmalspaare. Am übersichtlichsten werden die Erbversuche mit einem oder mehreren Erbfaktoren in schachbrettartigen Tabellen zusammengestellt, aus denen man die ganzen Ergebnisse ohne weiteres ablesen kann. Für unseren Mirabilis-Fall z. B. sieht eine Tabelle folgendermaßen aus:

RR rot		rr weiß	Eltern- oder P-Generation
Keimzellen der P-Pflanzen:	männlich alle R weiblich alle R	männlich alle r weiblich alle r	

Rr rosa	Bastard- oder F_1-Generation

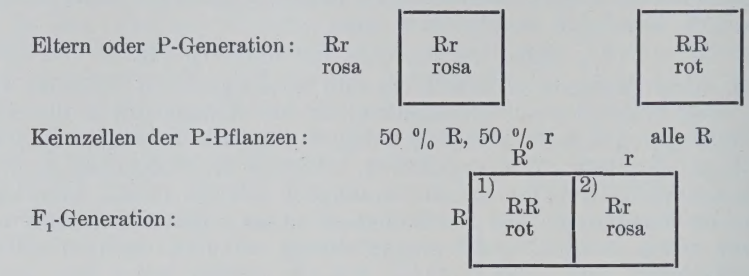
Keimzellen der F_1-Pflanzen: männliche 50% R, 50% r; weibliche 50% R, 50% r

Eier:	R	r
Pollen: R	1) RR rot	3) Rr rosa
r	2) rR rosa	4) rr weiß

Mögliche Kombinationen der F_1-Keimzellen in der 2. Bastardgeneration der F_2-Generation

Ehe wir uns nun weiteren Komplikationen zuwenden, sei noch kurz die für die praktische Durchführung von Bastardanalysen wichtige

Rückkreuzung eines F_1-Bastards mit einem seiner reinen Eltern, also z. B. unserer rosa F_1-Bastarde mit der roten Elternrasse, geschildert.



Wie aus dem Schema ersichtlich, findet auch hier wieder eine Aufspaltung statt, aber nicht wie bei einer normalen F_2-Generation in $^1/_4$: $^2/_4$:$^1/_4$, sondern in $^2/_4 = ^1/_2$ rot und $^2/_4 = ^1/_2$ rosa. Die rosa Formen sind natürlich wieder heterozygot und spalten bei Inzucht in der bekannten Weise auf.

Die hier theoretisch festgestellten Zahlenverhältnisse bei einfachen monohybriden Kreuzungen und Rückkreuzungen stimmen mit den aus Versuchen erhaltene weitgehend überein wie an hunderten von Beispielen aus dem Tier- und Pflanzenreich gezeigt worden ist.

2. Dominanz.

So einfach wie bei den bisher beschriebenen Mendel-Fällen, bei denen die Bastarde ohne weiteres durch ihren intermediären Charakter zu erkennen sind, liegen nun meistens die Verhältnisse nicht. Vielmehr sehen wir sehr oft, daß die F_1-Individuen bei einfacher monohybrider Kreuzung alle einem der beiden Eltern gleichen. Man sagt dann, der Charakter, die Eigenschaft des einen Elter dominiert (oder ist dominant) über die entsprechende des anderen, die rezessiv genannt wird. Diese Fälle von Dominanz sind so viel häufiger als die eben geschilderten von intermediärer Vererbung, daß man vielfach von einer Dominanzregel als zweitem Mendel-Gesetz neben der Spaltungsregel gesprochen hat. So wichtig aber die Erscheinung der Dominanz, sowohl rein züchterisch als auch vom Standpunkt der Entwicklungsphysiologie ist, so handelt es sich doch keineswegs um eine Erscheinung von dem gesetzmäßigen Range der Spaltung. Doch lernen wir die Verhältnisse zunächst an einem Beispiel kennen.

Bei der Kreuzung einer hellen ungebänderten Rasse (**AA**, **A** = albus, weiß) der Schnecke *Helix hortensis* mit einer dunkleren gebändertern (**aa**, **a** = nicht weiß) zeigen in der F_1-Generation alle Individuen die Eigenschaft des einen Elters, und zwar des hellen ungebänderten (Abb. 432). Die Bänderlosigkeit ist dominant, die Bänderung rezessiv. In F_2 findet auch hier eine Aufspaltung statt, aber nicht in $^1/_4$:$^2/_4$:$^1/_4$ wie bei intermediärer Vererbung, sondern es kommen 3 ungebänderte Individuen auf 1 gebändertes. Die Aufklärung liefert hier erst die F_3-Generation. Die gebänderten Tiere (rezessiv **aa**) unter sich weitergezüchtet, bleiben weiterhin rein. Die ungebänderten dagegen verhalten sich verschieden. $^1/_3$ ($= ^1/_4$ der gesamten F_2-Generation) züchtet weiterhin rein; es sind Tiere von der Formel **AA**, wie das eine Stammelter, während $^2/_3 = ^2/_4$ der gesamten Generation in je 3 ungebänderte und

1 gebändertes aufspalten: sie sind also **Aa**- und **aA**-Tiere. Von den F_2-Nachkommen sind also wie bei den *Mirabilis jalapa* $^1/_4$ und $^1/_4$ reinrassig homozygot (**AA** und **aa**) und nur $^2/_4$ heterozygot (**Aa** und **aA**). Die letzteren können aber wegen der Dominanz nicht von dem einen Viertel homozygoter Tiere (**AA**) unterschieden werden, ihre genetische Beschaffenheit kann vielmehr erst in der F_3-Generation Aufklärung finden. Die genetsiche Konstitution, der Genotypus, ist aber auch in diesen Fällen bei den Heterozygoten eine ganz andere als bei den Homozygoten, obwohl sie in ihrer äußeren Erscheinung, dem Phänotypus, dem einen homozygoten Typus, nämlich dem dominanten völlig gleichen. Im Grunde ist die Aufspaltung die gleiche wie bei

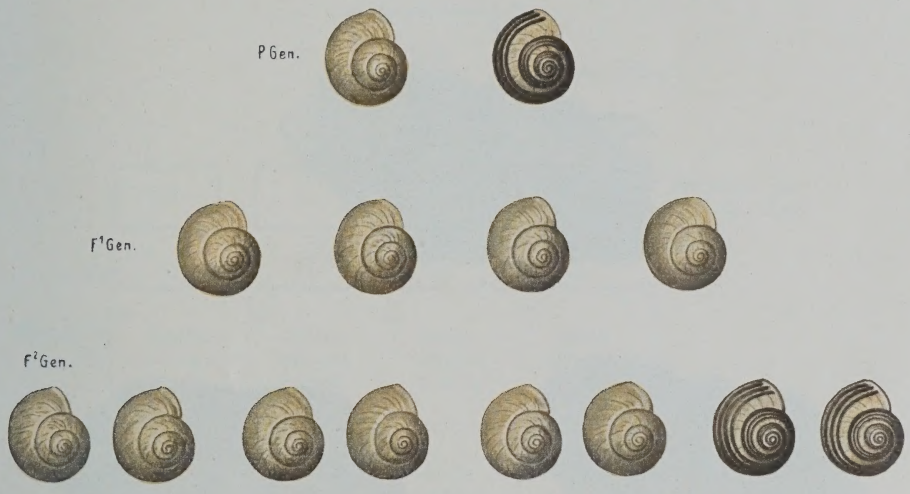


Abb. 432. Kreuzung einer bebänderten und unbebänderten Rasse von *Helix* und ihr Verhalten in F_1- und F_2-Generation. Nach Lang aus Weismann.

den *Mirabilis*-Bastarden. Es liegt kein zweites Mendel-Gesetz vor, sondern die Erscheinung ist nur bedingt durch ein verschiedenes Einwirken der beiden betreffenden Erbfaktoren auf den Phänotypus des Bastardes. In vielen Fällen ist es aber doch möglich bei genauerer Kenntnis der Formen die Heterozygoten von den in bezug auf den dominanten Faktor homozygoten Individuen direkt (d. h. durch bloße Beobachtung) zu unterscheiden.

3. Dihybriden.

Dieselben Gesetzmäßigkeiten gelten auch für die Kreuzung bei Rassen, die nicht nur in einem Erbfaktor, sondern in zwei oder mehreren voneinander verschieden sind. Derartige Kreuzungen sind speziell für die Tier- und Pflanzenzucht von besonderer Bedeutung, da sie es ermöglichen, völlig neue Typen durch Neukombinierung der einzelnen Faktoren zu erzeugen. Betrachten wir zunächst ein Beispiel, und zwar wählen wir dazu die Kreuzung zwischen einer schwarzen, glatthaarigen und einer weißen, borstigen Meerschweinchenrasse. Die Formel der ersten lautet **SS bb** (schwarz **S**, nicht borstig = glatt **b**); die der 2. **ss BB** (weiß = nicht schwarz **s**, borstig **B**). Die F_1-Tiere einer

solchen Kreuzung sind alle schwarz und borstig von der Formel **SsBb**. Es dominiert also schwarz über weiß und borstig über glatthaarig.

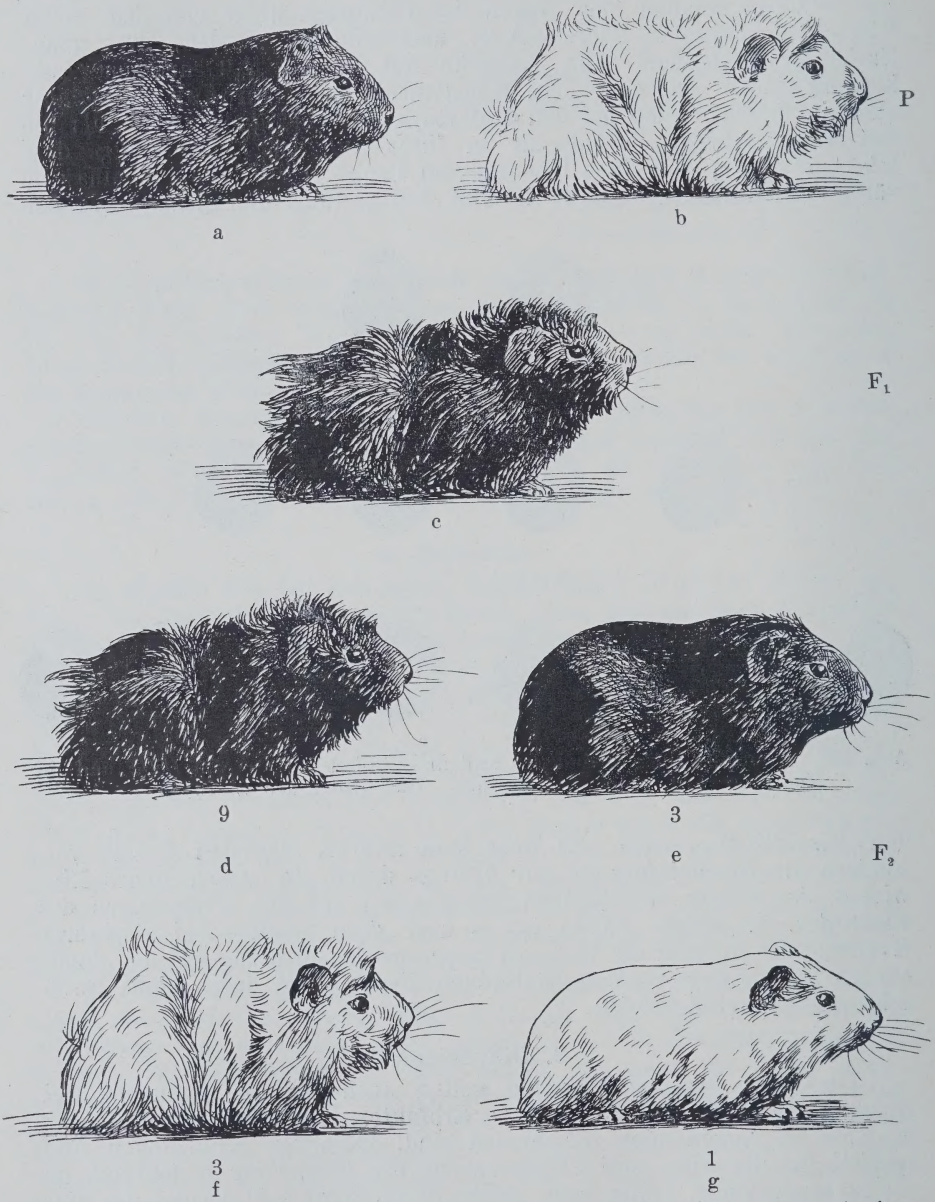
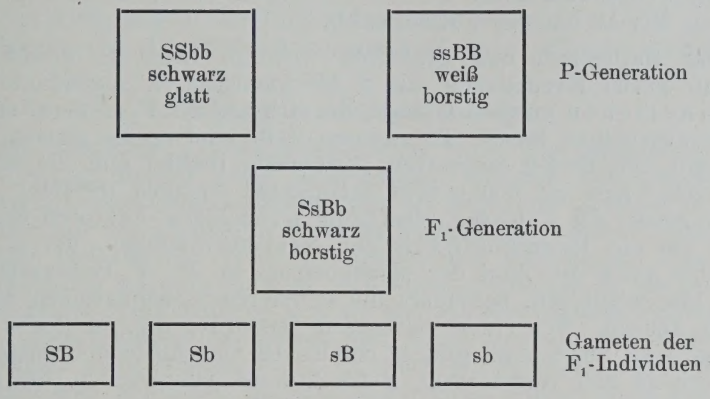


Abb. 433. Kreuzung einer schwarzen glatthaarigen Meerschweinchenrasse a mit einer weißen rauhhaarigen b; c Bastard; d—g die in F_2 auftretenden Typen. Nach Castle aus Baur.

In F_2 treten nun 4 verschiedene Typen auf, und zwar in folgenden Zahlenverhältnissen:

9 schwarzborstig, 3 weißborstig, 3 schwarzglatt und 1 weißglatt (Abb. 433).

Die glatten weißen Tiere, die also die beiden rezessiven Merkmale aufweisen (**ssbb**) sowie eines der 9 borstigen schwarzen Tiere, nämlich das die beiden dominanten Erbanlagen enthaltende, sind rasserein, alle anderen heterozygot. Die schematische Darstellung läßt ohne weiteres er-



Eier / Spermien	SB	Sb	sB	sb
SB	1) SSBB schwarz borstig	2) SSBb schwarz borstig	3) SsBB schwarz borstig	4) SsBb schwarz borstig
Sb	5) SSBb schwarz borstig	6) SSbb schwarz glatt	7) SsBb schwarz borstig	8) Ssbb schwarz glatt
sB	9) SsBB schwarz borstig	10) SsBb schwarz borstig	11) ssBB weiß borstig	12) ssBb weiß borstig
sb	13) SsBb schwarz borstig	14) sSbb schwarz glatt	15) ssbB weiß borstig	16) ssbb weiß glatt

Mögliche Kombinationen der F_1-Keimzellen in der F_2-Generation

kennen, in welcher Weise dieses Zahlenverhältnis zustande kommt. Dieses Schema zeigt aber auch zugleich, daß die in F_2 auftretenden viererlei Phänotypen 9 genotypisch verschiedene Formen erhalten, denn von den 9 schwarzborstigen Tiere hat:

Nr. 1 die Formel **SSBB**,
Nr. 2 und 5 die Formel **SSBb**,
Nr. 3 und 9 **SsBB**,
Nr. 4 und 7, 10 und 13 die Formel **SsBb**,

Von den 3 glatten schwarzen Tieren:
Nr. 6 die Formel **SSbb**,
Nr. 8 und 14 die Formel **Ssbb**,
Von den 3 weißborstigen Tieren hat:
Nr. 11 die Formel **ssBB**,
Nr. 12 und 15 **ssBb**,
Die weiß-glatte Form
Nr. 16 hat die Formel **ssbb**.

Das theoretisch und praktisch wichtige Ergebnis dieses Falles ist, daß solche Kreuzungen mit 2 Merkmalspaaren sogenannte Neukombinationen ergeben können, die sich aus der F_2-Generation rasserein herauszüchten lassen. In unserem Falle sind es die glatten weißen Tiere mit den beiden rezessiven Merkmalen (**ssbb**) und die borstigen schwarzen Tiere mit den beiden dominanten Anlagen (**SSBB**).

Je größer die Zahl der selbständig mendelnden Faktoren ist, um so größer ist die Mannigfaltigkeit der Neukombinationen, um so größer muß aber auch die Zahl der Nachkommen in der F_2-Generation sein, damit alle möglichen, besonders die selteneren Kombinationen realisiert werden können. Bei einer vierfachen Bastardierung, in der 4 Merkmalspaare im Spiel sind, gibt es bereits 16 verschiedene Gameten, dem entsprechend 256 verschiedene Befruchtungskombinationen, die sich bei völliger Dominanz aller Merkmale auf 16 Phänotypen verteilen würden. Wollte man die 4 rezessiven Merkmale der beiden Rassen auf eine neue Rasse vereinigen, so hätte man unter den 256 Individuen der F_2-Generation nur ein einziges Mal die Aussicht, diese Kombination anzutreffen. Bei 10 Merkmalspaaren werden schon 1024 verschiedene Keimzellen gebildet, was über eine Million von Kombinationen ermöglicht, welche bei völliger Dominanz 1000 verschiedene Phänotypen und mehr als 60000 genotypisch verschiedene Nachkommen erzeugen.

4. Kreuzungsneuheiten.

Durch Neukombination verschiedener Gene bei mehrfacher Bastardierung lassen sich aber nicht nur andere Zusammenstellungen vorher auf verschiedene Rassen verteilter Eigenschaften in eine neue reine Rasse herbeiführen, also eine sogenannte Neukombination, sondern es besteht auch die Möglichkeit, daß durch das Zusammentreffen von vorher auf verschiedene Rassen verteilten Genen direkt neue Außeneigenschaften bei der Neukombination zutage treten.

Es kommt das daher, daß eine bestimmte „Eigenschaft" nicht nur durch die Anwesenheit eines bestimmten Genes bedingt ist, sondern daß es wesentlich davon abhängt, welche Gene außerdem noch gleichzeitig vorhanden sind. So ergibt die Kreuzung einer farbigen Maus mit einer weißen albinotischen Maus, bei der ein Faktor **P**, der die Pigmentbildung überhaupt erst ermöglicht, fehlt, in der F_1-Generation wildfarbene Tiere. Die Resultate in der F_2-Generation hängen aber ganz davon ab, welche Gene für irgendeine Farbenausbildung noch außerdem in dem Genbestand der betreffenden weißen Albinomaus vorhanden waren. Enthielt sie z. B. die Gene für die Ausbildung einer schwarzen Färbung, die nur wegen des Fehlens des Pigmentfaktors nicht effektiv werden konnte, so spalten die Nachkommen in der F_2-Generation im Verhältnis von 9 grauen : 3 schwarzen : 4 Albinos auf. Dieses Zahlenverhältnis zeigt deutlich, daß hier ein Fall von Dihybri-

dismus vorliegt, bei dem nur die letzten beiden Gruppen äußerlich nicht unterschieden werden können. Die völlig neu auftretenden schwarzen Tiere stellen somit Rekombinationsneuheiten dar.

Das Beispiel zeigte uns, wie eine „Eigenschaft" stets mehr oder weniger stark von vielen Erbfaktoren beeinflußt wird, andererseits äußert sich aber auch vielfach ein und derselbe Faktor in ganz verschiedenartigen Eigenschaften. So kann ein und dasselbe Gen gleichzeitig sowohl die Blütenfarbe, wie die stärkere oder geringere Wüchsigkeit und die Widerstandsfähigkeit einer Pflanze beeinflussen.

5. Polymerie (multiple Faktoren).

Auch allerhand weitere komplizierte Fälle, die zunächst von den Mendelschen Regeln ganz abzuweichen schienen oder unerwartete Zahlenverhältnisse ergaben, ließen sich bei genauerer Analyse in schönster Weise mit der Theorie in Einklang bringen und konnten dadurch die allgemeine Geltung der Mendel-Regeln nur bekräftigen. Von diesen Komplikationen sei nur eine hier noch kurz geschildert, da sie zu theoretisch wichtigen Aufklärungen geführt und schwerwiegende Fehlerquellen älterer Untersuchungen aufgedeckt hat. Es sind das die von Nielsson-Ehle zuerst klargestellten Fälle, in denen ein Merkmal durch mehrere in gleicher oder ähnlicher Weise wirkende Gene bedingt wird, von denen jedes für sich allein die betreffende Eigenschaft hervorrufen kann, wenn auch nicht in dem Grade, wie mehrere zusammen. Daraus können merkwürdige Vererbungserscheinungen folgen, die oft in direktem Widerspruch zu den Mendel-Regeln eine scheinbar „ständig-intermediäre" Vererbung vortäuschten. So ergibt die Kreuzung einer rotkörnigen Weizenrasse mit einer weißkörnigen in der F_1Generation Weizenkörner mit roter Farbe, und in der F_2-Generation erfolgt nun scheinbar keine Aufspaltung, sondern alle F_2-Pflanzen sind wiederum rotkörnig, wenn auch in ziemlich ungleichen Nuancen; neben ganz „dunkelroten" Pflanzen, wie die rote Stammrasse, kommen verschiedene Abstufungen von helleren roten Formen vor, die sich aber nicht scharf voneinander abgrenzen lassen. In der F_3-Generation trat aber auch hier eine Aufspaltung ein, indem neben einer großen Zahl von Körnern verschiedener Intensität vereinzelte weiße sich fanden, die bei Weiterzucht konstant blieben, während die roten auch weiterhin ebenso wie in der F_3-Generation aufspalten. Ja schon in der F_2-Generation konnte gelegentlich eine weiße Form aufgefunden werden. Wie die genaue Analyse gezeigt hat, kommt hierbei auf 63 „rote" Pflanzen in der F_2- und F_3-Generation nur eine mit weißer Farbe, und dieses Verhältnis zeigt, daß die rote Form beim Weizen nicht durch einen einzigen Erbfaktor, sondern durch 3 unabhängig voneinander mendelnde Gene bedingt wird, von denen aber jeder an sich genügt, um eine deutliche rote Färbung zu erzeugen. Eine Pflanze, die nur eines der 3 Gene enthält, bildet rote Körner, eine zweite, die 2 besitzt, ebenfalls rote Körner, die aber etwas dunkler sind, und eine dritte, die alle 3 enthält, bildet noch dunklere Weizenkörner. Die Unterschiede sind aber so gering, daß sie von unserem Auge häufig nicht mit Sicherheit erfaßt werden können. Derartige polymere Faktoren, wie sie genannt werden, sind ziemlich häufig und sie finden sich besonders oft bei Merkmalspaaren, die sich quantitativ unterscheiden, wie die Größe der Ohren von Kaninchenrassen, die Größe von Maiskolben, aber auch die Hautfarbe der Neger

usw. Bei 4 Faktoren kommt dann auf 255 heterozygote Individuen nur 1 rezessiv homozygotes Individuum, bei 8 Faktoren ist das Verhältnis 1048475:1. Hier ist es dann praktisch überhaupt nicht oder nur sehr schwer möglich, die Spaltung nachzuweisen; es wird also eine einheitliche intermediäre Vererbung vorgetäuscht, wobei in der F_2- und der F_3-Generation allerdings eine außerordentliche Variabilität des betreffenden Merkmals sich ergibt, die durch eine binomiale Zufallskurve ausgedrückt werden kann, weil eben die einzelnen Kombinationen transgredierend variieren. Das Übergreifen der Variabilität der einzelnen Genotypen kann durch die Einwirkungen modifizierender Außenbedingungen noch gesteigert werden. Eine Auslese, eine Selektion der F_2-Formen ergibt aber eine Verschiebung der Zufallskurve und führt somit zu einer Trennung der verschiedenen polymeren Faktorengruppen.

Es ist verständlich, daß derartige Vererbungserscheinungen früher zu recht falschen Schlüssen geführt haben (teilweise noch heute), indem vor allem aus der Möglichkeit der Selektion verschiedener Gruppen mit verschiedener Variationskurve aus einem Material mit einheitlicher binomialer Variationskurve auf eine Erblichkeit von sogenannten fluktuierenden Varianten, also von Modifikationen geschlossen wurde. In Wirklichkeit handelt es sich aber nur um die Auslese genotypisch, erblich verschiedener Typen aus einem phänotypisch einheitlich erscheinenden Gemisch.

6. Mendelgesetze.

Die von Gregor Mendel entdeckten, für die Bastardierung geltenden Gesetzmäßigkeiten erstrecken sich, wie die intensive Arbeit seit ihrer Wiederentdeckung durch viele tausende Versuche gezeigt hat, auf alle Organismen, Blütenpflanzen, Tiere und niedere Organismen und sie beziehen sich auf die allerverschiedenartigsten Merkmale sowohl morphologischer wie physiologischer Art. Und gerade die Komplikationen, deren Resultate anfangs gegen die allgemeine Gültigkeit vielfach ausgewertet wurden, sind, wie die Beispiele gezeigt haben, nur dazu geeignet, die allgemeine Geltung noch mehr zu bekräftigen.

Die Ergebnisse, über die im vorstehenden berichtet wurde, lassen sich in drei Sätze zusammenfassen, die man entsprechend ihrer allgemeinen Geltung mit Recht als Mendelsche Gesetze bezeichnet.

1) Das Gesetz der Uniformität der F_1-Bastarde. Es besagt, daß sämtliche aus einer bestimmten Kreuzung hervorgegangenen Individuen untereinander völlig gleich sind, gleichgültig welches der Eltern bei der Kreuzung als Vater, welches als Mutter gedient hat.

2) Das Gesetz der Spaltung der F_2-Generation, nach welchem stets in der F_2-Generation eine Aufspaltung in bestimmten Zahlenverhältnissen erfolgt. Auch dieser Satz gilt ganz allgemein und er trifft, wie wir sahen, auch für jene Fälle zu, die in der F_2-Generation scheinbar „konstant intermediäre" Vererbung aufweisen (Polymerie).

3) Das Gesetz der Selbständigkeit der Anlagen und ihrer freien Kombinierbarkeit. Dieser Satz ließ sich aus der Erfahrung an Di- und Polyhybriden ableiten und wird vor allem (außer durch die Aufspaltungen) durch die in bestimmten Zahlenverhältnissen auftretenden Neukombinationen in den F_2-Generationen von Di- und Polyhybriden bewiesen.

b) Chromosomentheorie des Mendelismus.

Die eben formulierten Mendelschen Gesetze geben uns nur Auskunft über die Regelmäßigkeit der Vorgänge, die sich bei Bastardierungen abspielen, es sind statistische Gesetze, keine kausalen, und sagen nichts aus über die Ursachen, den Mechanismus, die die regelmäßigen Erscheinungen bewirken. Schon bald nach der Wiederentdeckung der Gesetze haben Correns, Sutton und Boveri darauf hingewiesen, daß sie durch das Verhalten der Chromosomen bei der Zellteilung, Befruchtung und Reduktion ihre volle Erklärung finden können. War die verblüffende Uebereinstimmung der Ergebnisse der Erblichkeitsforschung und der Cytologie, also zweier von Anfang an getrennter Forschungsgebiete, von vornherein schon sehr bestechend, so war doch zunächst die Verbindung der beiden Ergebnisse eine rein hypothetische.

Durch die neueren Forschungen ist jedoch der Zusammenhang so vielfach in verschiedener Weise auch experimentell bestätigt worden, daß die „Chromosomentheorie der Vererbung" heute als bewiesen betrachtet werden kann[1]) trotz des Widerspruches, der noch von einigen Gegnern erhoben wird.

Wir haben gesehen, daß die diploiden Blütenpflanzen und Metazoen 2 Garnituren von oft auch morphologisch verschiedenen Chromosomen besitzen, die bei jeder Zellteilung halbiert und auf die Tochterzellen verteilt werden. Die eine Garnitur stammt vom Vater (Sperma), die andere von der Mutter (Ei). Auf diese Weise enthält jede Zelle eines diploiden Organismus je eine vollständige väterliche und mütterliche Chromosomengarnitur. Durch die Reduktionsteilung werden, wie wir weiterhin sahen, ganze Garnituren wieder verteilt, so daß die reifen Keimzellen nur je eine Garnitur erhalten; durch die Befruchtung werden wieder 2 homologe Garnituren zusammengefügt. Es liegen Beweise vor, daß die Verteilung der Garnituren in der Reduktionsteilung nicht so geschieht, daß die ursprünglich vom Vater und der Mutter stammenden rein wieder getrennt werden, sondern daß je nach dem Zufall väterliche und mütterliche Chromosomen zu einer haploiden Garnitur vereinigt werden. Die Kombination der Chromosomen einer Garnitur ist also dem Zufall überlassen. Wenn man nun annimmt, daß die Gene oder Erbfaktoren mit den einzelnen Chromosomen fest verbunden, „in ihnen enthalten" sind, so ist durch diese cytologischen Tatsachen der Mechanismus der Mendelschen Vererbung ohne weiteres gegeben. Das sei für den Fall des Monohybridismus sowie Dihybridismus noch etwas näher ausgeführt.

Bei einer hinsichtlich eines bestimmten Erbfaktors homozygoten reinen Rasse, sagen wir der rot blühenden *Mirabilis jalapa*, ist das Gen für die rote Blütenfarbe zweimal vorhanden, einmal vom Vater und einmal von der Mutter und die beiden Chromosomen, in denen das Gen lokalisiert ist, sind im Hinblick auf dieses Gen vollkommen gleich. Dasselbe gilt für die entsprechende weißblühende Rasse, nur mit dem Unterschied, daß in dem betreffenden Chromosom an Stelle der Erbanlage „rot" die Erbanlage „weiß" sich befindet. In dem beigefügten Schema (Abb. 434) sind die Chromosomen für das Gen „rot" (R) schwarz

1) Dies gilt nur für die Mendelsche Vererbung. Es gibt aber, wie wir noch sehen werden, auch eine nicht mendelnde Vererbung.

gezeichnet, die entsprechenden des Gens „weiß“ (**r**) weiß gelassen. Die übrigen, uns hier nicht interessierenden Chromosomenpaare sind in

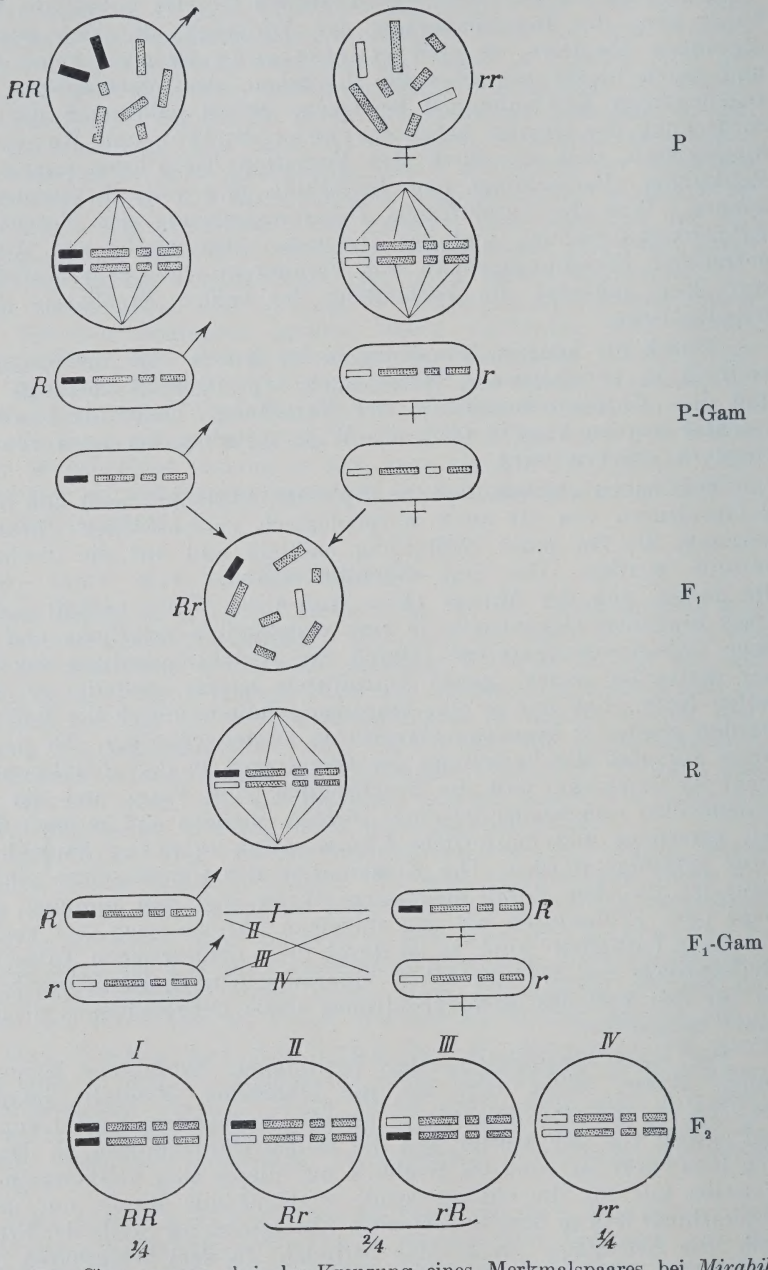


Abb. 434. Die Chromosomen bei der Kreuzung eines Merkmalspaares bei *Mirabilis jalapa*.
■ = Chromosomen mit der Anlage für Rot,
▭ = „ „ „ „ „ Weiß = Nichtrot,
⁙ = „ ohne Bedeutung für Blütenfarbe.
Nach Armbruster aus Hartmann.

beiden Rassen punktiert. Durch die Reduktionsteilung werden nun die ganzen Garnituren verteilt, es entstehen Keimzellen, die bei der roten Rasse die Anlage „rot", bei der weißen die Anlage „weiß" nur einmal besitzen. Durch die Kreuzbefruchtung entsteht dann eine Zygote und daraus eine F_1-Generation, deren Kerne wieder die doppelten Anlagen aufweisen, jetzt aber die eine für „rot" (**R**) ▬, die andere für „weiß" (**r**) ▭, also ein schwarzes und ein weißes Chromosom (rosa Blüten). Wenn nun ein solcher F_1-Bastard wiederum reife Keimzellen bildet, dann entstehen bei der Reduktion nicht wie bei den reinrassigen Eltern nur Keimzellen einer Sorte, sondern zwei Sorten, eine mit dem Chromosom für „rot" (**R**) ▬ und eine mit dem Chromosom für „weiß" (**r**) ▭. Bei einer genügend großen Anzahl von Keimzellen und ihrer wahllosen Kombination bei der Befruchtung müssen dann die im Mendel-Versuche zutage tretenden 4 Sorten von F_2-Individuen in dem oben angeführten gesetzmäßigen Verhältnis auftreten, wie aus dem Schema ohne weiteres ersichtlich ist.

Auch die Zahlenverhältnisse und Genkombinationen bei Dihybridismus lassen sich vollkommen aus der Chromosomenlehre verstehen, wie

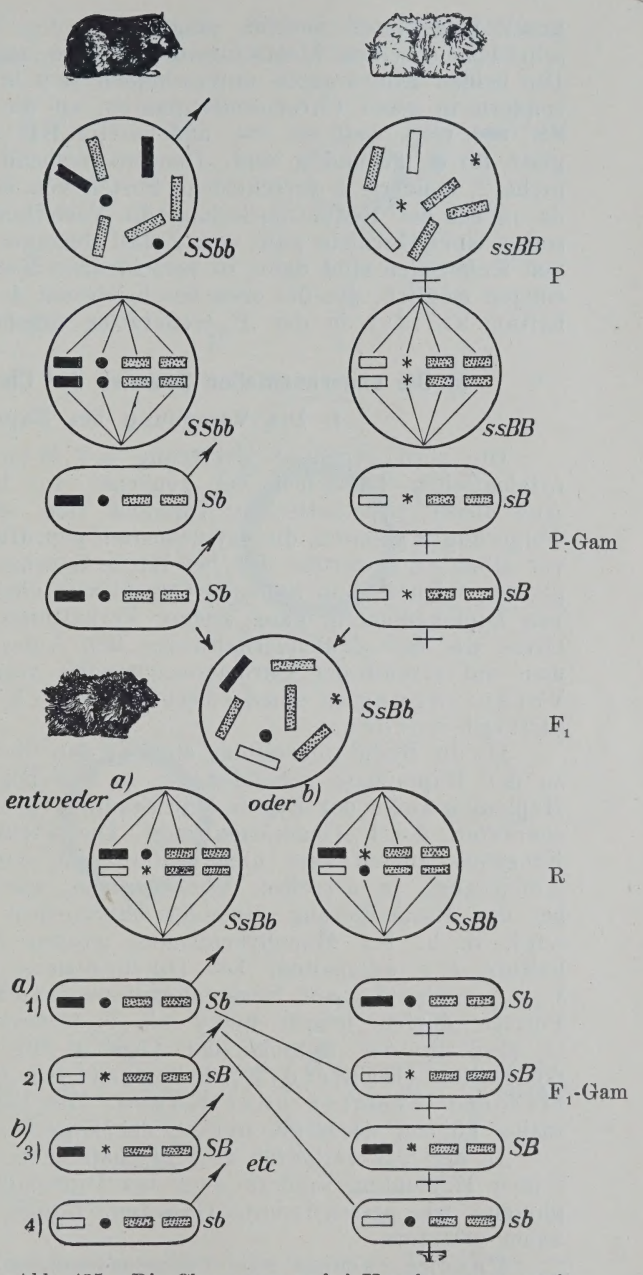


Abb. 435. Die Chromosomen bei Vererbung von zwei dominanten Merkmalen zweier Meerschweinchenrassen.
▬ = Chromosomen mit der Anlage für Schwarz,
▭ = „ „ „ „ „ Weiß,
● = „ „ „ „ „ Glatt,
✶ = „ „ „ „ „ Borstig,
..... = Ohne Bedeutung für die genannten Eigenschaften.
Nach Armbruster aus Hartmann.

unser beigefügtes Schema zeigt, dem die Vererbung der oben beschriebenen beiden Meerschweinchenrassen zugrunde liegt (Abb. 435). Die beiden Elternrassen unterscheiden sich hier nicht nur in einem, sondern in zwei Chromosomenpaaren, an die die Charaktere schwarz **SS** ▬ resp. weiß **ss** ▭ und borstig **BB** ✶ resp. nicht borstig = glatt **bb** ● gebunden sind. Dementsprechend gibt der Bastard **SsBb** nicht 2, sondern 4 verschiedene Sorten von Gameten oder Keimzellen, da ja bei der Reduktionsteilung die Verteilung der einzelnen Chromosomen einer Garnitur ganz vom Zufall abhängt. Zwischen diesen 4 Sorten von Keimzellen sind dann 16 verschiedene Kombinationen von Befruchtungen möglich, die die oben beschriebenen 4 Phänotypen in dem Verhältnis 9:3:3:1 in der F_2-Generation ergeben.

c) Die experimentellen Beweise der Chromosomentheorie.

1. Die Vererbung bei Haplonten.

Die eben gegebene Erklärung der Mendel-Spaltung durch die cytologischen Tatsachen war zunächst, wie betont, rein hypothetisch. Aus dieser hypothetischen Annahme ließ sich aber eine Reihe von Folgerungen ableiten, die experimentell geprüft werden konnten. So war vor allem zu erwarten, daß bei Bastardierungsexperimenten mit Haplophasen, seien es rein haploide Organismen oder die haploide Generation von Diplohaplonten, ganz andere Verhältnisse sowohl hinsichtlich des Ortes wie des Zahlenverhältnisses der Aufspaltung sich ergeben, die man auf Grund der Chromosomentheorie voraussagen konnte. Diese Voraussagungen sind sämtlich durch die Experimente bestätigt worden.

Da die Reduktionsteilung stets an den Übergang von der Diplophase zu der Haplophase gebunden ist, so war bei Kreuzungen von reinen Haplonten außer der Zygote kein Stadium zu erwarten, das die Bastardcharaktere der F_1-Generation zeigt. Die Nachkommen aus einer solchen Kreuzung dürfen aber nicht heterozygot sein, sondern müssen reine Aufspaltung in derselben Weise zeigen, wie es von den Keimzellen bei der Bastardierung diploider Organismen theoretisch angenommen wird, d. h. bei Monohybridismus müssen die Individuen im Verhältnis 1:1 aufspalten, bei Dihybridismus im Verhältnis von $^1/_4$: $^2/_4$:$^1/_4$, wobei $^2/_4$ auf Neukombinationen kommen. Diese aufgespaltenen Formen dürfen jedoch nicht als F_2-Generation bezeichnet werden; es sind in der Sprache der Genetik die Haploidphasen der F_1-Generation (Haploid-F_1-Generation) gewissermaßen personifizierte Gameten oder Gonen. Die Eigenschaften der F_2-Generation können wiederum nur an der Zygote zutage treten.

In der Tat verhalten sich die haploiden F_1-Formen nicht nur bei reinen Haplonten, sondern auch bei Diplohaplonten (also die Gametophyten) wie personifizierte Gameten. Einige Beispiele mögen uns das näher erläutern.

Pascher konnte zwei *Chlamydomonas*arten kreuzen, die sich in mehreren Merkmalen (Gestalt, Membranpapille, Chromatophoren, Hülle der Zygote usw.) unterscheiden. Die F_1-Zygoten zeigen durchgängig die Merkmale beider Eltern, also intermediären Charakter. Die F_1-Zoosporen resp. deren haploide Nachkommen zerfielen in 2 Gruppen, die eine enthält nur die beiden Elternformen, und zwar traten beide Stammformen in gleichen Zahlenverhältnissen auf. Die andere Gruppe

enthielt Individuen, die in verschiedener Weise eine Mittelstellung zwischen den beiden Stammarten aufwiesen (Abb. 436).

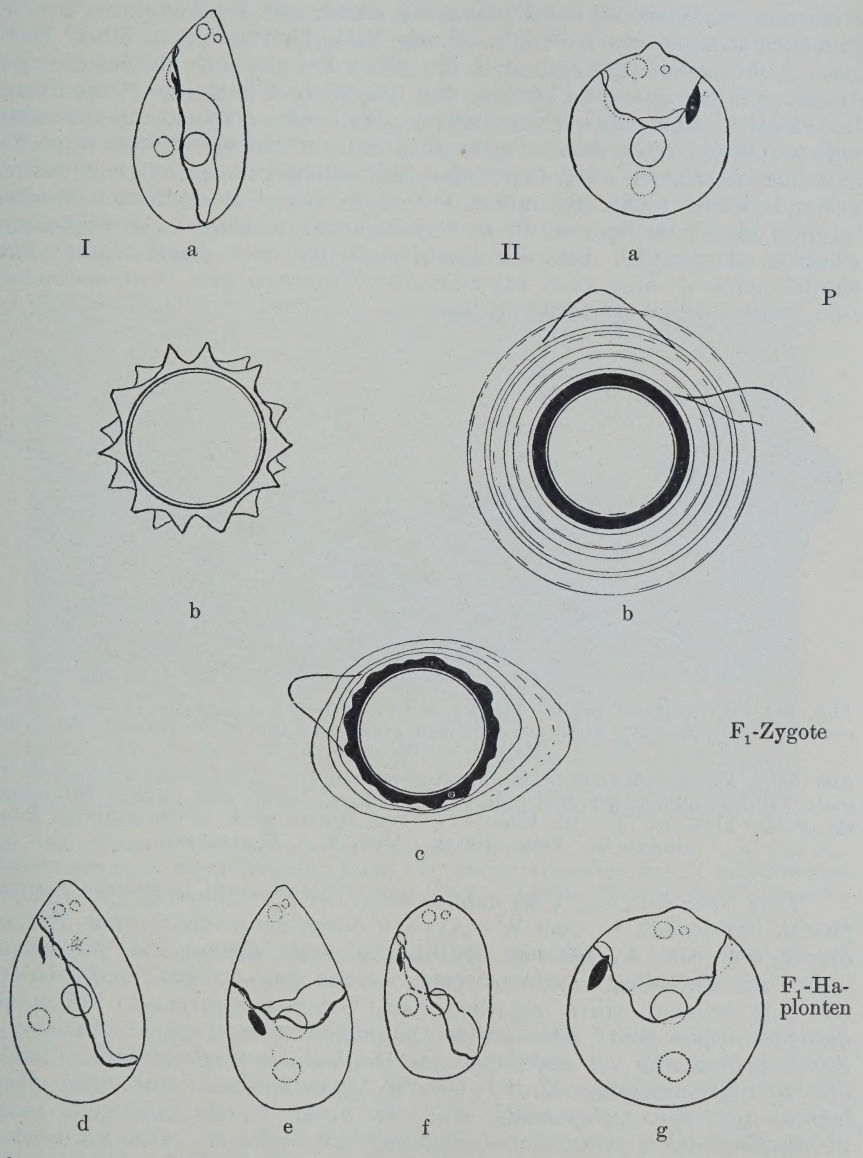


Abb. 436. Kreuzung zweier *Chlamydomonasarten*. Ia vegetatives Individuum von *Chlamydomonas* I; IIa vegetatives Individuum von *Chlamydomonas* II; Ib und IIb Zygoten von *Chlamydomonas* I und II; c Bastardzygoten von *Chlamydomonas* I × *Chl.* II; d–g die aus einer Heterozygoten-Kultur auftretenden 4 Typen von Haplo-Kombinationen. Nach Pascher.

Bei der ersten Gruppe hat also eine reine Aufspaltung stattgefunden. Von ganz besonderer Bedeutung ist die direkte Beobachtung

Paschers, daß bei der Keimung von den 4 Gonosporen in der Zygote 2 die Charaktere des einen Elters aufwiesen, die beiden anderen die des anderen. Damit ist die bei Bastardierung diploider Organismen erschlossene Aufspaltung der F_1-Gameten an den aus der Reduktion hervorgegangenen haploiden Zellen, in diesem Falle F_1-Haplonten, direkt beobachtet und somit gezeigt, daß die Mendelspaltung durch die Reduktionsteilung zustande kommt. Bei diesem rein haploiden Organismus ist nämlich eine andere Möglichkeit, daß die Aufspaltung in einer anderen Weise etwa durch Unterdrückung auf einem Stadium vor oder nach der Reduktion oder durch eine Zellteilung vor oder nach derselben zustande käme, nicht vorhanden. Ob es bei der oben erwähnten zweiten Gruppe der F_1-Haplonten, die in verschiedener Weise eine Mittelstellung zwischen den beiden Eltern zeigten, sich um echte Neukombinationen handelt oder ob hier auch plasmatische Übertragungen (Chromatophor) eine Rolle spielen, ist nicht geklärt.

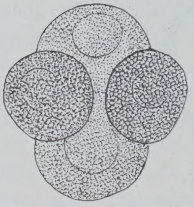


Abb. 437.

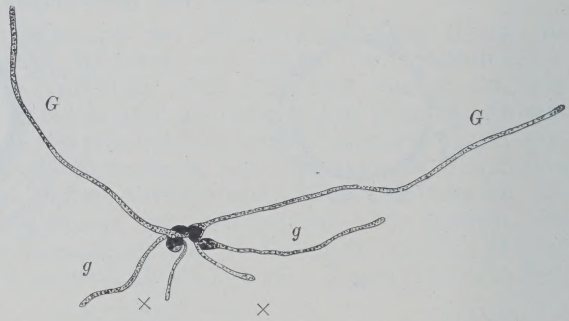


Abb. 438.

Abb. 437. Aufspaltung in der Tetrade des F_1-Bastardes von *Funaria hygrometrica univalens macrospora* × *microspora* in zwei große und zwei kleine Sporen. Vergr. 800. Nach F. v. Wettstein.

Abb. 438. *Funaria hygrometrica univalens macrospora* × *microspora*, keimende Tetrade. Die Keimlinge der zwei größeren Sporen (*G*) zeigen eine größere Teilungsrate als die der kleineren (*g*). Die kleinen (×) Äste gehören noch zu den größeren Keimlingen G. Vergr. 40fach. Nach F. v. Wettstein.

Den Nachweis von Umkombinationen bei F_1-Haplonten (F_1-Gametophyten hat jedoch F. von Wettstein durch seine umfassende Bastardierungsversuche an Moosen erbracht, in denen die haploide Vererbung bisher am weitgehendsten analysiert werden konnte. Die Moose haben, wie wir wissen, einen antithetischen Generationswechsel, indem ein diploider Sporophyt mit einem haploiden Gametophyt abwechselt. Bei dem Übergang von der Diplo- zur Haplophase (Sporenbildung) findet die Reduktionsteilung statt. Die F_1-Gametophyten sind also Haplonten und die Aufspaltung muß bei ihrer Entstehung, und zwar in der für die F_1-Gameten erwarteten Art erfolgen. Die zahlreichen Bastardierungsversuche zeigen, daß in der Tat bei der Bildung der Sporen für die F_1-Gametophyten die verschiedenen Erbanlagen aufgespalten und umkombiniert werden und somit mit größter Wahrscheinlichkeit auch hier die Reduktionsteilung die Ursache derselben darstellten. Diesem Schlusse konnte jedoch F. von Wettstein mit Sicherheit durch die Analyse der Tetraden, der direkten Produkte des Reduktionsteilungsvorganges selbst beweisen. Diese Sporen-Tetraden

eines Bastards zwischen einer großsporigen Form mit rascher Teilungsrate (G) und einer kleinsporigen (g) mit geringerer Teilungsrate zeigten, daß 2 der Sporen dem einen Elter, 2 dem anderen Elter hinsichtlich der Größe entsprachen (Abb. 437), und beim Weiterwachsen kommt rasch die größere Teilungsrate der G-Sporen zur Geltung, deren Protonemazellen sich schnell teilen. Wir finden dann immer 2 Keimlinge mit je einem Keimschlauch (*g*) und 2 mit je 2 aus der Spore heranwachsenden Protonema (*G*) (Abb. 438). Damit ist bewiesen, daß durch die Reduktionsteilung die beiden zu einem Merkmalspaar gehörigen Anlagen so aufgeteilt werden, daß von den 4 Tetradenkeimzellen 2 die eine und 2 die andere Anlage erhalten. Ja durch Hemmung der letzten Teilungen mittels Einspritzung von Chloralhydrat konnte Wettstein sogar zeigen, daß bei den Moosen die erste Teilung die Reduk-

Abb. 439. *Funaria hygrometrica univalens macrospora* × *microspora*. Die vier Fl_1-Pflanzen aus einer Bastardtetrade. Links die beiden vorauseilenden mit ausgebildetem Sporogon versehenen *Microspora*-Pflanzen. Vergr. $^1/_2$fach. Nach F. v. Wettstein.

tionsteilung ist, welche die Aufspaltung bewirkt. Allen hat durch Analyse der Tetraden von *Sphaerocarpus* (Moos) dieses Resultat bestätigt.

Auch bei den im allgemeinen diploiden Tieren haben wir in den aus haploider Parthenogenese entstandenen Männchen der Bienen und Rotatorien haploide Formen kennen gelernt. Bei Kreuzungen von Bienenrassen zeigen in der F_1-Generation die Männchen (Drohnen) keinen Bastardcharakter, da sie ja in erbbiologischer Hinsicht nur die Haploidgeneration der P-Weibchen sind. Die Männchen, die in der F_2Generation auftreten, sind dementsprechend auch nicht zur F_2-Generation zu zählen, sondern sind F_1-Haplonten. Bei einer monohybriden Kreuzung müssen sie daher halb und halb in die beiden Stammformen aufspalten (nicht wie richtige F_1-Individuen in $^1/_4 : {}^2/_4 : {}^1/_4$), was Versuche von Newell (Honigbiene) und Whiting (Schlupfwespe *Haplobracon*) auch erwiesen haben.

Zusammenfassend ergeben die Bastardierungsversuche an Haploiden (reinen Haplonten, den Haplophasen [Gametophyten] von Diplohaplonten und den haploid-parthenogenetischen Männchen diploider Tiere) übereinstimmend, daß die Aufspaltung und Umgruppierung sowohl genau in den Zahlenverhältnissen, wie sie für Gameten oder Gonen angenommen werden müssen, als auch an der Stelle im Entwicklungsverlauf der betreffenden Organismen auftritt, an der nachweislich die Reduktionsteilung stattgefunden hat: Bei reinen Haplonten mit zygotischer Reduktion bei der Keimung der Zygote, bei Diplohaplonten bei der Sporenbildung, dem Übergang vom Sporophyten zum Gametophyten (intermediäre Reduktion) und bei haploid-parthenogenetischen Tieren mit gametischer Reduktion bei der Ei- resp. Spermienbildung. Damit ist durch diese Versuche zugleich der Beweis erbracht, daß die Reduktionsteilung die Beschaffenheit der Gonen (Gameten) verursacht. Ist aber die Reduktion als der Mechanismus erwiesen, der die Aufspaltung bewirkt, so haben wir zugleich in diesen Versuchen experimentelle Beweise dafür zu erblicken, daß die Chromosomen die Träger der mendelnden Erbfaktoren sind. Die Chromosomentheorie verlangte, daß dort, wo die Reduktion stattfindet (nicht etwa mit der Gametenbildung), die Aufspaltung sich vollzieht. Die Versuche mit Haploiden haben diese Folgerung bestätigt. Die Chromosomentheorie verlangte weiter, daß die Aufspaltung bei Haploiden in ganz anderer Weise erfolgen muß, als bei Vererbung von Diploiden. Und auch das haben die Experimente in der vorausgesagten Weise bestätigt.

2. Geschlechtsgebundene Vererbung.

Im Anschluß an die Analyse einer ganz anderen Gruppe von Vererbungserscheinungen, nämlich der sogenannten geschlechtsgebundenen Vererbung, hat sich der exakte Nachweis erbringen lassen, daß wenigstens ein Chromosom, das X- oder Geschlechtschromosom, Träger

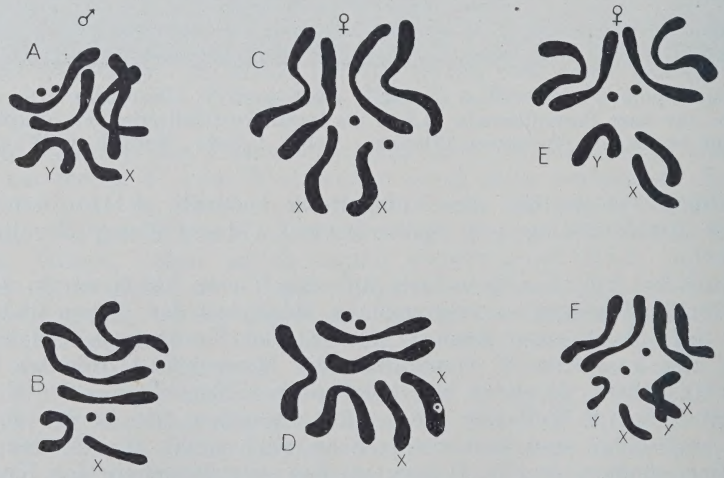


Abb. 440. Chromosomenbestand von XX-, XY- und XXY-Individuen von *Drosophila*. A, B Normale diploide Chromosomen von ♂ (Spermatogonien XY); C, D normale diploide Chromosomen von ♀ (XX); E abnorme diploide Chromosomen eines ♀ von der Konstitution XXY; F abnorme diploide Chromosomen eines ♀ von der Konstitution XXYY. Nach Bridges.

von mendelnden Erbfaktoren ist. Als Beispiel dieser Vererbungsweise sei die Vererbung gewisser Augenfarben bei *Drosophila* geschildert.

Drosophila gehört zu den Formen, bei denen das männliche Geschlecht heterogametisch ist, das Weibchen hat 2 X-Chromosomen, das Männchen ein X und ein morphologisch deutlich unterschiedenes Y-Chromosom (Abb. 440 A—D). Wird ein Ei mit einem X-Spermium befruchtet, so entsteht ein Weibchen (XX), während aus einer Befruchtung mit einem Y-Spermium ein Männchen (XY) resultiert.

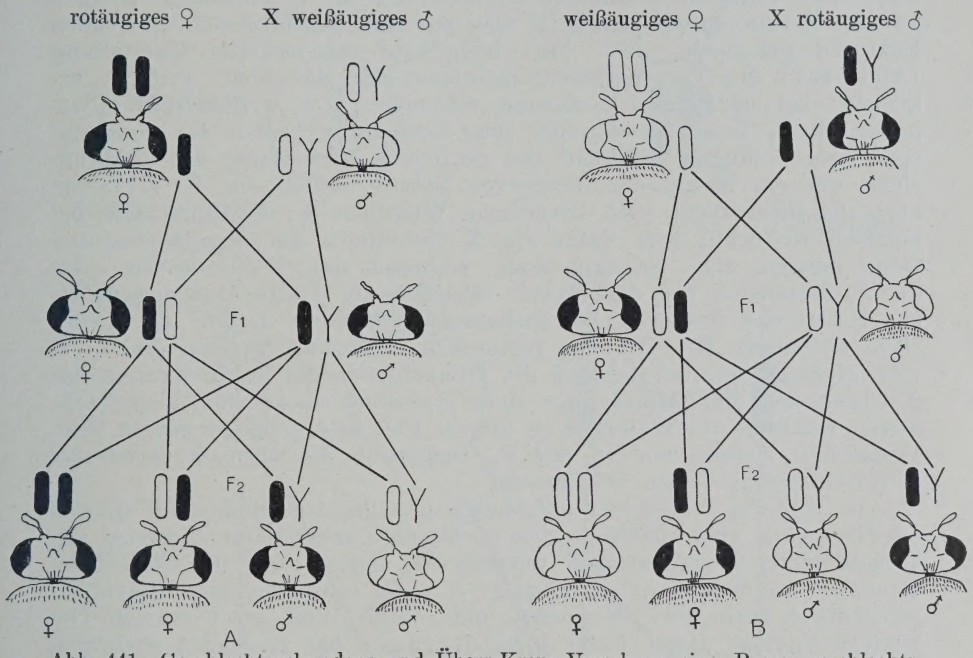


Abb. 441. Geschlechtsgebundene und Übers-Kreuz-Vererbung eines Paares geschlechtsgebundener Charaktere von *Drosophila*, rotgäugig (dominant) und weißäugig (rezessiv), sowie die Geschichte der X- und Y-Chromosomen. Das schwarze X-Chromosom bedeutet rotäugig, das weiße entspricht weißäugig. A Das Ergebnis der Kreuzung eines rotäugigen Weibchens mit einem weißäugigen Männchen. B Die reziproke Kreuzung, ein Beispiel für Übers-Kreuz-Vererbung. Die F_1-Weibchen sind rotäugig wie das P-Männchen, die F_1-Männchen weißäugig wie das P-Weibchen. Nach den Untersuchungen von Morgan aus Wilson.

Das einzige X-Chromosom, das das Männchen besitzt, stammt also immer von der Mutter. Falls nun in dem X-Chromosom außer den Geschlechtsbestimmern noch Erbfaktoren enthalten sind, muß deren Verteilung bei monohybrider Kreuzung in charakteristischer Weise sich von dem typischen Mendeln unterscheiden. Das ist auch in der Tat der Fall.

Gerade durch die Verbindung mit der Geschlechtsbestimmung hat sich z. B. zeigen lassen, daß das rezessive Gen für weiße Augen bei *Drosophila* im X-Chromosom liegt. Kreuzt man nämlich ein Männchen mit weißen Augen mit einem rotäugigen Weibchen, so haben alle F_1-Individuen rote Augen, sowohl Männchen wie Weibchen; weißäugig ist also rezessiv.

Eine Nachzucht dieser F_1-Tiere ergibt aber in der F_2-Generation nur

Weibchen mit roten Augen, während die eine Hälfte der F_2-Männchen rote Augen, die andere weiße Augen besitzt.

Bei der reziproken Kreuzung weißäugiges ♀ × rotäugiges ♂ erhält man dagegen in der F_1-Generation 50 Proz. rotäugiger ♀ und 50 Proz. weißäugiger ♂. Und die Inzucht ergibt in der F_2-Generation $^1/_4$ rotäugiger Männchen, $^1/_4$ rotäugiger Weibchen, $^1/_4$ weißäugiger Weibchen und $^1/_4$ weißäugiger Männchen. Diese merkwürdigen, von den gewöhnlichen Mendel-Regeln durchaus abweichenden Erblichkeitsverhältnisse lassen sich unter der Annahme erklären, daß die betreffenden Anlagen an das X-Chromosom geknüpft, also mit den geschlechtsbestimmenden Faktoren gekoppelt sind. Die beigefügte schematische Darstellung (Abb. 441) der Geschlechtschromosomen läßt das ohne weiteres erkennen; bei der ersten Kreuzung rotäugiges ♀ × weißäugiges ♂ erhalten in F_1 beide Geschlechter den dominanten Faktor für rotäugig, sind also rotäugig, während das einzige X-Chromosom des P-Männchens nur ein X mit dem rezessiven Faktor enthält, die F_1-Weibchen also alle heterozygot sind. Sämtliche Weibchen der F_2-Generation bekommen weiterhin vom Vater ein X-Chromosom mit dem dominanten Gen, müssen also rotäugig sein, während das X-Chromosom, das die F_2-Männchen von der Mutter erhalten, zur Hälfte das dominante, zur Hälfte das rezessive Gen enthalten, weshalb die Hälfte der Männchen weißäugig ist. Bei der reziproken Kreuzung weißäugiges ♀ × rotäugiges ♂ erhalten dagegen die Männchen in der F_1-Generation das X-Chromosom der Mutter mit dem rezessiven Gen, sind also weißäugig, während die Weibchen in diesem Fall heterozygot rotäugig sind. Demgemäß müssen wir in der F_2-Generation die oben beschriebenen 4 verschiedenen Typen bekommen.

In weiteren Versuchen mit diesen geschlechtsgebundenen Faktoren bei *Drosophila* sind aber weiterhin noch einige unerwartete, zunächst unverständliche, Kombinationen aufgetreten, indem auch bei der ersten Kreuzung weißäugige ♀ × rotäugige ♂ unter tausenden von Individuen gelegentlich auch „rote" Männchen und „weiße" Weibchen vorkamen. Die weitere Analyse dieser Fälle durch Bridges hat zu höchst wichtigen Ergebnissen geführt. Die Ausnahmekombinationen ließen sich zunächst hypothetisch durch die Annahme erklären, daß bei der Reduktionsteilung der Eier die beiden X-Chromosomen abnormerweise nicht getrennt werden, sondern beide im Ei verblieben resp. in den Richtungskörper gelangt sind (Nondisjunction). Dementsprechend müssen bei den Nachkommen die aus solchen Eiern sich entwickelnden Tiere mit 2 X-Chromosomen und 1 Y-Chromosom und solche mit einem einzigen X-Chromosom ohne Y-Chromosom zustande kommen, und das wären dann die erwähnten „weißen" Ausnahmeweibchen und „roten" Ausnahmemännchen (Abb. 442).

Durch die weitere Analyse dieser Fälle hat Bridges den oben erwähnten Nachweis erbracht, daß die geschlechtsgebunden vererbten Faktoren tatsächlich an das X-Chromosom gebunden sind. Mit diesen Ausnahmetieren lassen sich weitere Kreuzungen durchführen, deren Resultate man voraussagen kann, falls die Hypothese richtig ist. In der Tat haben alle Versuche die Annahme bestätigt. Aber noch mehr: die verschiedenen Ausnahmeformen, die in diesen Versuchen auftreten, mußten auch einen vorauszubestimmenden, verschiedenen Chromosomenbestand zeigen, nämlich vor allem Tiere mit 2 X-Chromosomen und 1 Y-Chromosom und solche mit einem X ohne Y. Die cytologische Untersuchung ergab in der Tat, daß Weibchen, die nach den Experi-

menten eine derartige Chromosomenbeschaffenheit enthalten sollten, auch wirklich 2 X- und 1 Y-Chromosom oder 1 XO-Chromosom besitzen (Abb. 442 u. 440).

Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß bei *Drosophila* gelegentlich auch Individuen auftreten, die nur einmal oder aber dreimal das kleine IV-Chromosom aufweisen, sogenannte Haplo-IV- und Triplo-IV-Tiere, von denen die ersten äußerlich von den normalen deutlich verschieden sind. Die Analyse von Bastardierungen mit normalen Diplo-

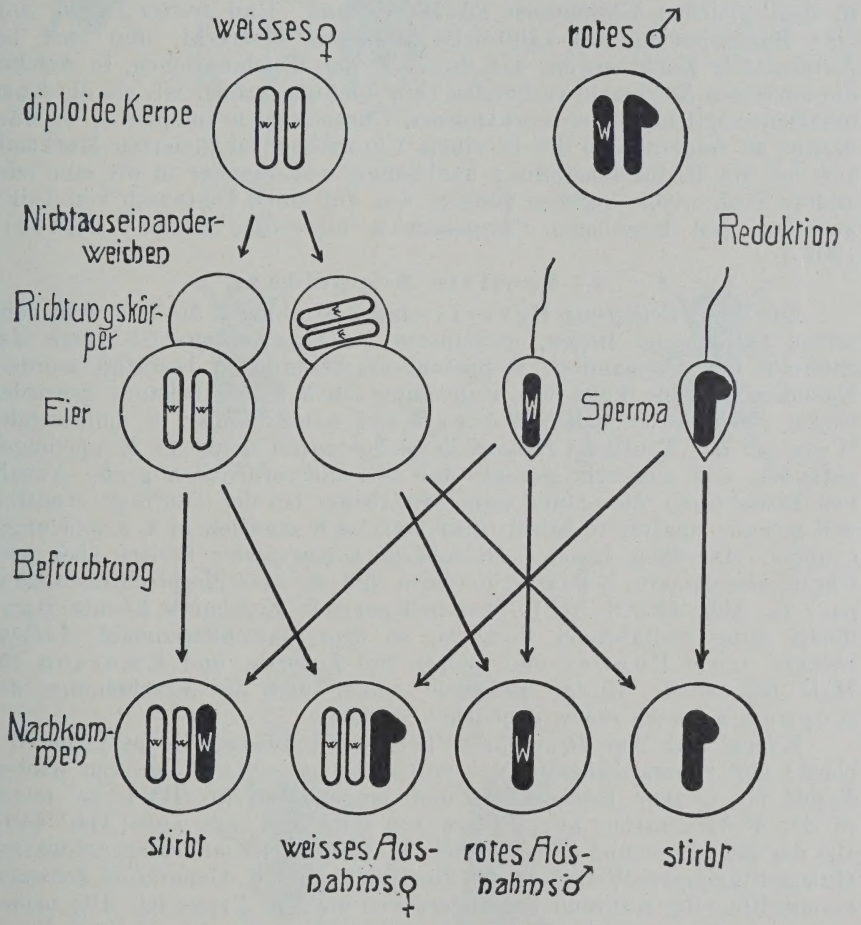


Abb. 442. Schema des primären Nichttrennens der X-Chromosomen von *Drosophila*. Erklärung im Text. Nach Bridges aus Goldschmidt.

IV-Rassen ergaben ebenfalls alle die erwarteten vom normalen Mendeln in charakteristischer Weise abweichenden genetischen wie cytologischen Resultate.

3. Koppelungserscheinungen.

Aber noch eine dritte Gruppe von Bastardierungsversuchen hat in zwingender Weise zu dem Schlusse geführt, daß die Chromosomen die Träger der mendelnden Erbfaktoren der Gene sind, nämlich die Er-

fahrungen über die gekoppelten Faktoren und den mit der Koppelung in engem Zusammenhang stehenden Faktorenaustausch (Crossing-over). Boveri hatte schon auf die Folgen hingewiesen, die sich aus dem angenommenen Zusammenhang von Chromosomen und Genen ergeben mußten. „Die Tatsache, daß 2 Merkmale bei fortgesetzter Zucht immer gemeinsam auftreten, oder gemeinsam verschwinden, würde", so führte er aus, „mit größter Wahrscheinlichkeit den Schluß zu ziehen erlauben, daß die Anlagen für diese beiden Merkmale in dem gleichen Chromosom lokalisiert sind. Und weiter: wenn sich eine Bastardierung auf zahlreiche Merkmale erstreckt, und sich bei fortgesetzter Zucht ergibt, daß die Zahl der Kombinationen, in welchen die einzelnen Merkmale verbunden sein könnten, größer ist, als die Kombinationsmöglichkeit der vorhandenen Chromosomen entspricht, so wäre daraus zu folgern, daß die in einem Chromosom lokalisierten Merkmale sich bei der Reduktionsteilung unabhängig voneinander in die eine oder andere Tochterzelle begeben können, was auf einen Umtausch von Teilen zwischen den homologen Chromosomen hinweisen würde." (Boveri 1903.)

α) Absolute Koppelung.

Die erste Folgerung Boveris, daß 2 Merkmale, die immer in demselben Chromosom liegen, gemeinsam vererbt werden, ist durch das Studium der sogenannten Koppelungserscheinnungen bestätigt worden. Nachdem einzelne Fälle von Koppelung schon früher bekannt geworden waren (Bateson), haben Morgan und seine Schüler in umfassender Weise bei der Taufliege *Drosophila melanogaster* derartige Koppelungen gefunden und zugleich gezeigt, daß die außerordentlich große Anzahl von Erbfaktoren, die er und seine Mitarbeiter bei der Taufliege ermittelt und genauer analysiert haben (über 500), sich sämtlich in 4 Koppelungsgruppen einordnen lassen. *Drosophila melanogaster* besitzt aber vier Chromosomenpaare, 3 Paar Autosomen und das Geschlechtschromosomenpaar (s. Abb. 440, S. 542). Übereinstimmende Ergebnisse konnte Baur durch seine vieljährigen Versuche an dem Gartenlöwenmaul *Anthyrrhinum*, sowie Punnet und andere für *Latyrus*, und Emerson für Mais feststellen. Einige Beispiele sollen uns die Erscheinung der Koppelung noch etwas deutlicher machen.

Kreuzt man eine *Drosophila*-Fliege von schwarzer Körperfarbe (**b**= black) und Stummelflügeln (**v** = vestigial) mit einer Fliege von wildem Typus mit grauer Körperfarbe und langen Flügeln (**BV**), so treten in der F_1-Generation nur Fliegen von wildem Typus auf (Abb. 443). Bei der Rückkreuzung eines solchen F_1-Männchens mit einem schwarzen stummelflügeligen Weibchen ist die Hälfte der F_2-Generation schwarzstummelflügelig, während die andere von wildem Typus ist. Die beiden rezessiven Gene schwarz und stummelflügelig, die von einer Seite in die Kreuzung gekommen sind, gehen aus ihr ebenso wieder hervor, desgleichen die beiden dominanten Merkmale und es fehlen die Neukombinationen in F_2, nämlich die schwarzen langflügeligen und die grauen stummelflügeligen Formen, die bei einer normalen dihybriden Kreuzung auftreten müßten. Es findet also in diesem Falle keine unabhängige Kombination der einzelnen Gene statt. Auf Grund der Chromosomentheorie läßt sich schließen, daß die beiden Gene für schwarze Körperfarbe und Stummelflügel zusammen im gleichen Chromosom, die entsprechenden normalen Allelomorphen ebenfalls in einem, dem homologen Chromosom liegen. Die Auffassung, daß in diesem Fall

gekoppelte Gene übertragen werden, ist natürlich nur dann begründet, wenn die beiden Merkmale schwarz und stummelflügelig tatsächlich verschiedene Merkmale und nicht etwa auf die Wirkung eines einzigen

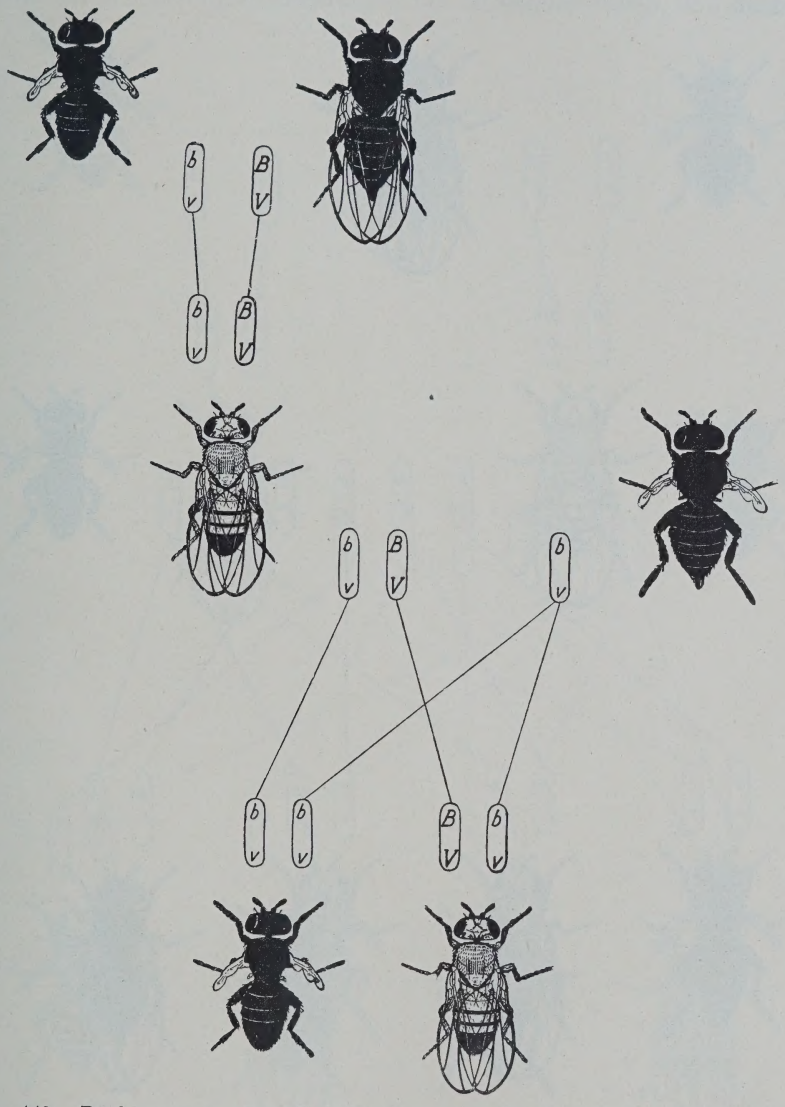


Abb. 443. Rückkreuzung eines F_1-Männchens aus der Kreuzung schwarz stummelflügelig × wilder Typus mit einem schwarzen stummelflügeligen Weibchen. Nach Morgan.

Gens zurückzuführen sind, was in diesem Falle durch andere Experimente erwiesen ist[1]).

1) Daß es sich hier um verschiedene Gene handelt, ergibt sich zudem daraus, daß die betreffenden Merkmale als gesonderte Mutationen aufgetreten sind.

Es können aber nicht nur zwei Merkmale gekoppelt sein, sondern weit mehr. Wie schon erwähnt, ließ sich die große Anzahl der bei *Drosophila* nachgewiesenen Erbfaktoren in 4 Koppelungsgruppen einordnen.

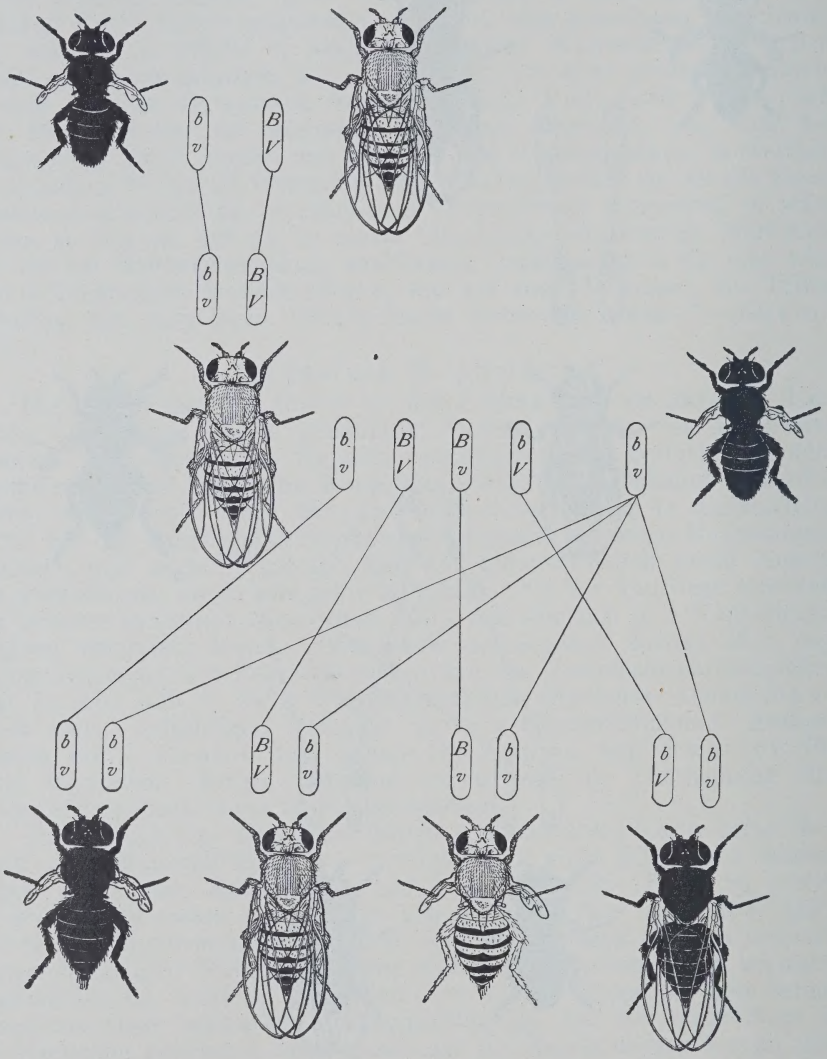


Abb. 444. Rückkreuzung eines F_1-Weibchens aus der Kreuzung schwarz-stummelflügelig × wilder Typus mit einem schwarzen stummelflügeligen Männchen. Nach Morgan.

β. Faktorenaustausch (Crossing-over).

Von besonderer Bedeutung für die Ausgestaltung der Chromosomentheorie der Vererbung erwies sich die zweite Boverische Annahme, nämlich der Austausch von Chromosomenteilen. Einen solchen Austausch haben Morgan und seine Mitarbeiter durch ihre ausgedehnten

Drosophila-Untersuchungen nachgewiesen, und das Studium dieser Austauscherscheinungen hat zu ganz unerwarteten Aufschlüssen über die Anordnung der Gene in den einzelnen Chromosomen geführt. Das Studium der Koppelungserscheinungen bei *Drosophila* ergab, daß die Koppe-

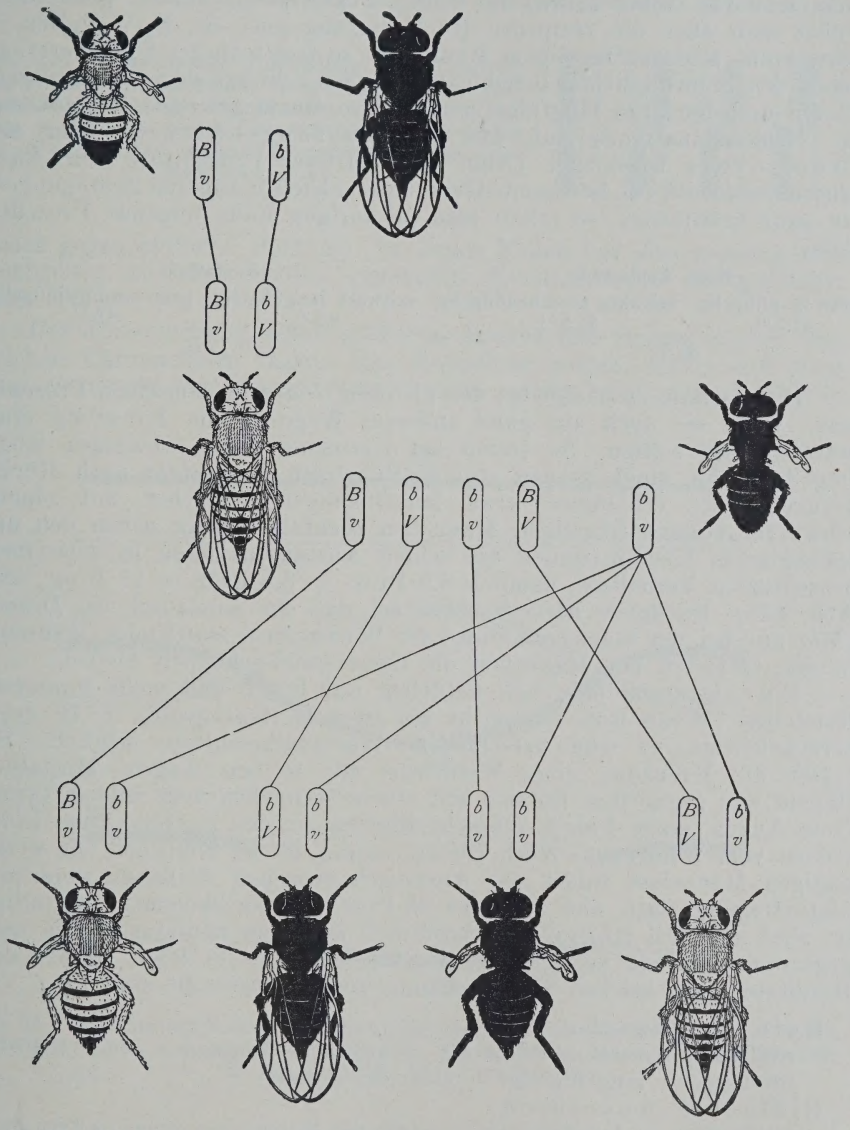


Abb. 445. Rückkreuzung eines F_1-Männchens aus der Kreuzung grau-stummelflügelig × schwarz-normalflügelig mit einem schwarzen stummelflügeligen Weibchen. Nach Morgan.

lungen in den meisten Fällen keine absoluten sind, sondern daß in einem für die verschiedenen Gene bestimmten Prozentsatz Austauschkombinationen auftreten. Machen wir uns zunächst mit der Erscheinung an einem Beispiel bekannt.

Kreuzt man eine schwarze Fliege (**b** = black) mit Stummelflügeln (**v**) mit einer grauen langflügeligen wilden Fliege, so ist ihre F_1-Generation grau und langflügelig. Bei der Rückkreuzung eines F_1-Männchens mit einem schwarzen stummelflügeligen Weibchen erweisen sich, wie wir früher sahen, die beiden Faktoren als absolut gekoppelt. Führt man aber die reziproke Rückkreuzung aus, ein F_1-Weibchen × schwarzem, stummelflügeligem Männchen, so treten in der F_2-Generation neben den ursprünglichen Kombinationen, den schwarz-stummelflügeligen Tieren und den grau langflügeligen auch in einem gewissen Prozentsatz die Neukombinationen auf, hier als Austauschklassen oder als Cross-overs bezeichnet (Abb. 444). Dieser Prozentsatz von Austauschklassen ist für bestimmte Gene unter gleichen äußeren Bedingungen ein ganz bestimmter, so erhält man im vorigen Falle folgende Prozentsätze:

Kein Austausch				Austausch			
grau langflügelig		schwarz stummelflügelig		schwarz langflügelig		grau stummelflügelig	
41,5 %		41,5 %		8,5 %		8,5 %	
83 %				17 %			

Der Austausch erfolgt bei den gleichen Genen in demselben Prozentsatz, wenn sie auch auf ganz anderem Wege in die Kreuzung eingetreten sein sollten. So treten bei Kreuzung einer schwarzen langflügeligen mit einer grauen stummelflügeligen *Drosophila* nach Rückkreuzung der erhaltenen grau langflügeligen Weibchen mit einem schwarzen stummelflügeligen Männchen ebenfalls wieder neben den ursprünglichen Kombinationen die beiden Austauschklassen in demselben prozentualen Verhältnis, nämlich 8,5 Proz. + 8,5 Proz. = 17 Proz., auf Abb. 445). Besonders hervorgehoben sei, daß der Austausch bei *Drosophila* nur bei der Gametenbildung der Weibchen stattfindet, während in den Gameten der Männchen die Gene stets gekoppelt bleiben.

Ein Austausch läßt sich natürlich nur bei 2 und mehr Faktoren feststellen. Wenn man nun mehr als zwei Merkmalspaare, z. B. drei, berücksichtigt, so sind verschiedene Austauschresultate möglich. So ergibt die Kreuzung eines Weibchens mit weißen Augen, Miniaturflügeln und gegabelten Borsten mit einem Männchen vom wilden Typus (rote Augen, lange Flügel, einfache Borsten) in der F_1-Generation Individuen vom Wildtypus. Nach Rückkreuzung der F_1-Weibchen mit weißäugigen Männchen findet ein Austausch zwischen weißäugig und miniaturflügelig statt, und zwar bei 33 Proz. der Nachkommen; weiterhin ist aber noch bei 20 Proz. ein Austausch zwischen miniaturflügelig und gegabelten Borsten erfolgt, wie die folgende Tabelle zeigt, in der die Resultate einer solchen Rückkreuzung zusammengestellt sind.

Kein Austausch:	
weißäugig — miniaturflügelig — gegabelte Borsten . .	23,2 Proz.
rotäugig — langflügelig — einfache Borsten	23,2 „
Einfacher Austausch:	
weißäugig — langflügelig — einfache Borsten . . .	13,2 „
rotäugig — miniaturflügelig — gegabelte Borsten . .	13,2 „
weißäugig — miniaturflügelig — einfache Borsten . .	6,7 „
rotäugig — langflügelig — gegabelte Borsten . . .	6,7 „
Doppelter Austausch:	
weißäugig — langflügelig — gegabelte Borsten . . .	3,3 „
rotäugig — miniaturflügelig — einfache Borsten . . .	3,3 „

Die Tabelle läßt erkennen, daß dabei Fliegen auftreten (3,3 Proz.), die weißäugig, langflügelig sind (Austausch gegen Miniaturflügel) und zugleich gegabelte Borsten haben (Austausch gegen einfache Borsten), sowie solche (3,3 Proz.), die rotäugig, miniaturflügelig (Austausch gegen lange Flügel) sind und zugleich einfache Borsten haben (Aus-

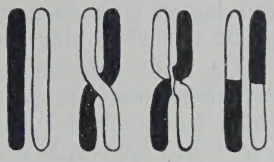


Abb. 446. Schematische Darstellung des „Crossing-over". Zwei Chromosomen, eines schwarz, eines weiß, legen sich kreuzweise übereinander und trennen sich dann so, daß die neuen Chromosomen je zur Hälfte aus schwarzem und weißem Chromosom bestehen. Aus Benecke-Jost.

tausch gegen einfache Borsten). In diesen Fällen hat also crossing-over gleichzeitig zwischen beiden genannten Kombinationen stattgefunden (Abb. 447).

Die Untersuchung einer größeren Anzahl von Genen, die in den gleichen Chromosomen liegen, also Koppelung zeigen, ergab, daß stets ganze Gruppen von Genen ausgetauscht werden und daß dabei die

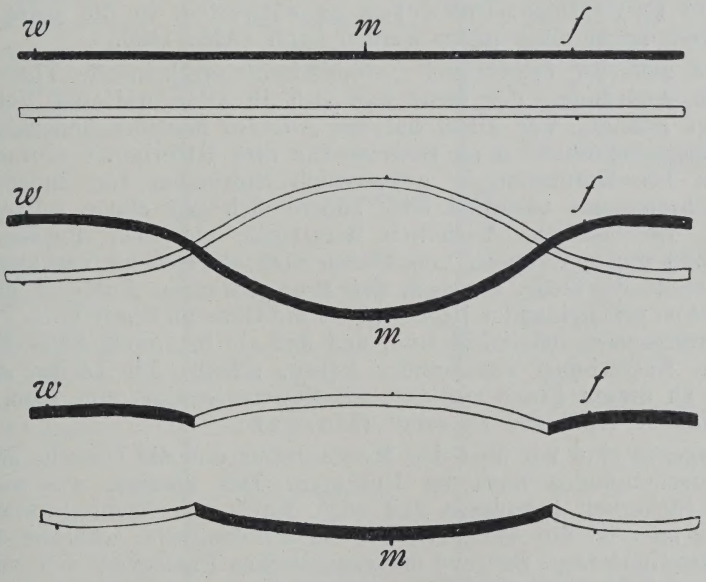


Abb. 447. Schema zur Veranschaulichung des doppelten Faktorenaustausches zwischen weiß (w = white) und gegabelt (f = forked). In der Mitte zwischen beiden das Gen für Miniaturflügel (m = miniature).

Austauschprozentsätze, die sogenannten Austauschwerte der verschiedenen Genpaare einer ganzen Koppelungsgruppe zueinander in ganz bestimmten, zahlenmäßigen Beziehungen stehen. „Wenn a, b, c 3 Gene bedeuten, und wenn die Koppelungsverhältnisse von a zu b und von b zu c bekannt sind, so ist das Verhältnis von a zu c eine Funktion der Summe oder der Differenz von a b und b c." Wenn z. B. der Austauschwert von ab 5 ist, und der von bc 10, so ist ac gleich der

Summe 15 oder der Differenz 5 von ab und bc. Diese Beziehung gilt nur, wenn die betreffenden Austauschwerte niedrig sind, d. h. wenn die Entfernung der betreffenden Gene so klein ist, daß doppelter Austausch ausgeschlossen ist. In diesem Falle kann man ac = ab + bc oder = ab — bc setzen, während bei höheren Austauschwerten durch doppelten Austausch von Chromosomenteilen das Bild kompliziert wird. Doch lassen sich auch dann feste, zahlenmäßige Beziehungen erkennen, worauf wir aber hier nicht näher eingehen wollen.

Da feste, zahlenmäßige Beziehungen zwischen den Austauschwerten sämtlicher Gene einer Koppelungsgruppe, d. h. eines Chromosoms, bestehen, solche Beziehungen sich aber geometrisch nur in Form von in einer Linie angeordneten Punkten wiedergeben lassen, so erblickt darin Morgan mit Recht einen Beweis für die lineare Anordnung der Gene in den einzelnen Chromosomen. Die Theorie der „linearen Anordnung der Gene" findet eine Bestätigung in dem Umstand, daß sie gestattet, durch Ausdehnung der Untersuchung auf weitere Gene der gleichen Koppelungsgruppe die Austauschwerte in weitgehendem Maße tatsächlich vorauszusagen. Morgan und seinen Schülern ist es auf diese Weise möglich gewesen, eine Topographie der auf die einzelnen Chromosomen verteilten Gene zu gewinnen und sogenannte Chromosomenkarten zu entwerfen, in die jedes analysierte Gen leicht eingetragen werden kann (Abb. 448).

Die zunächst etwas grob „atomistisch" erscheinende Theorie der linearen Anordnung der Gene hat sich in allen weiteren Versuchen bestätigt gezeigt. Vor allem hat die Analyse mancher abnormer Erblichkeitserscheinungen neue Beweise für ihre Richtigkeit erbracht. So kommen bei Kernteilungen gelegentlich Störungen vor, indem Teile eines Chromosoms ausfallen oder andere sich mit einem solchen verbinden. Das erbliche Verhalten derartiger, abnormer Formen zeigt dann, daß ganze Gruppen von Genen sich abweichend verhalten, und zwar gerade die Gene, die nach den Morganschen Analysen in einem Chromosom nebeneinander liegen. „Daß die Gene an bestimmten Punkten der Chromosomen lokalisiert sind, und daß sie in diesem Sinne eine bestimmte Entfernung voneinander haben, scheint im Lichte des gesamten zu dieser Frage vorliegenden Beweismaterials eine ganz selbstverständliche Annahme zu sein" (Morgan).

Dagegen sind wir über den Mechanismus und die Ursache der Austauscherscheinungen noch im Unklaren. Das einzige, was sich mit einiger Sicherheit behaupten und auch durch experimentelle Daten begründen läßt, ist die Annahme, daß das Crossing-over während der Reduktionsteilung resp. während der synaptischen Phänomene sich vollzieht. Es hat sich gezeigt, daß die Austauschwerte von Außenbedingungen, vor allen Dingen der Temperatur, abhängig sind. Plough konnte durch verschiedenartig variierte Versuche feststellen, daß durch Temperatureinflüsse eine Veränderung nur bei solchen Eiern erzielt werden kann, die das Stadium der Chromosomenkonjugation erreicht haben.

Welche cytologischen Einzelvorgänge aber während der meiotischen Erscheinungen dem Crossing-over zugrunde liegen, ist zurzeit nicht erwiesen. Morgan selbst hat zunächst die sogenannte Chiasmatypiehypothese von Janssens zur Erklärung des Crossing-over herangezogen. Wir wissen, daß es im Laufe der Parallelkonjugation der Chromosomen zu einer Überkreuzung der homologen Chromosomen an

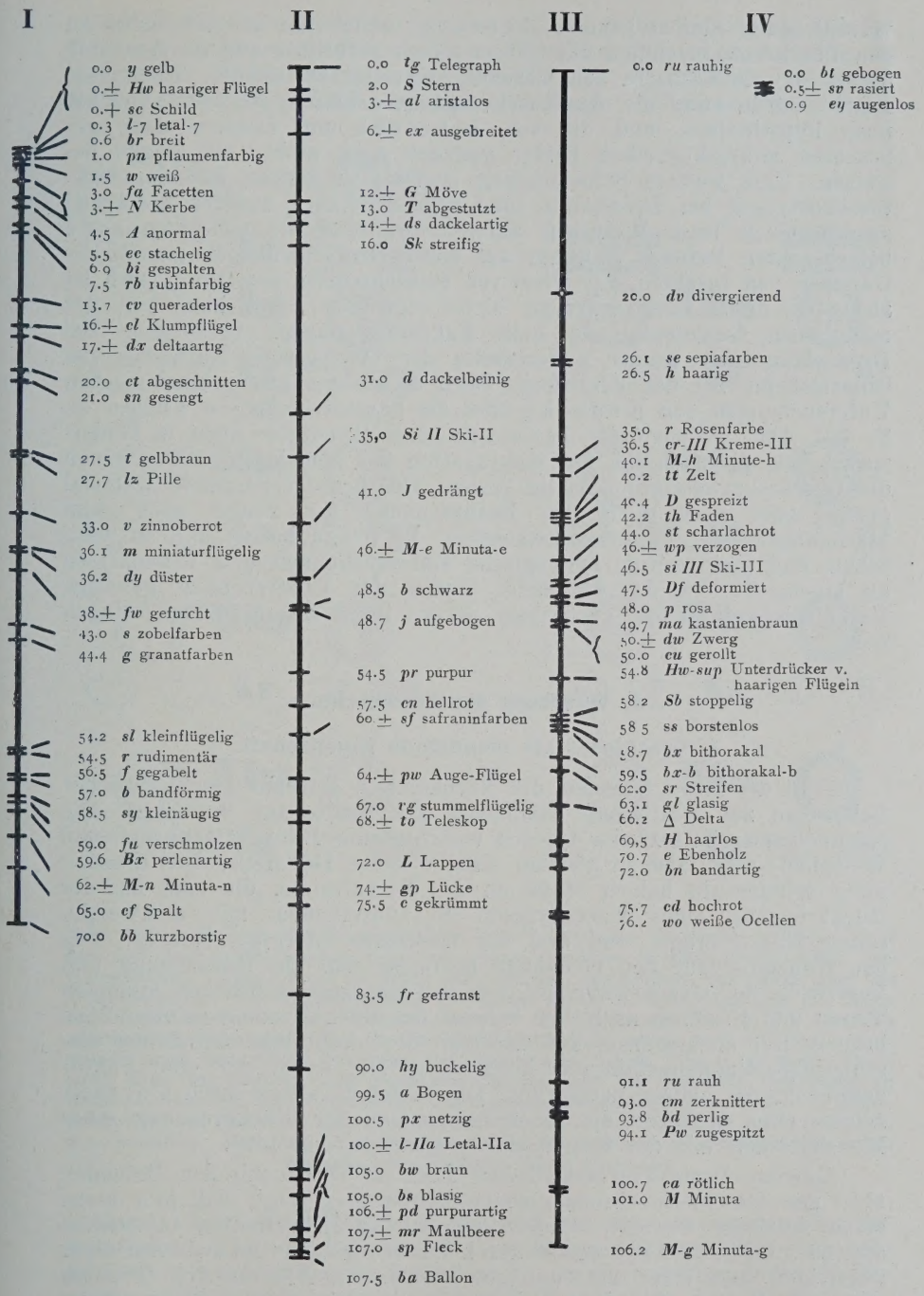


Abb. 448. Karte der Serien (I, II, III, IV) von gekoppelten Genen von *Drosophila melanogaster*. Der „Abstand" ist durch die Zahlen seitlich jeden Gens angegeben. Nach Morgan.

verschiedenen Stellen kommt. Janssens nahm nun an, daß dabei an den Überkreuzungsstellen die Chromosomen verkleben und im Anschluß daran ein Auswechseln von Chromosomenteilen stattfindet. Diese Annahme würde zwar die Austauschvorgänge erklären, ist aber zunächst noch hypothetisch, und die von Janssens und anderen dazu gebrachten mikroskopischen Bilder genügen noch nicht, um sie zu beweisen. Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich daraus, daß der Faktorenaustausch bei *Drosophila* (und scheinbar auch anderen Insekten) ausschließlich beim Weibchen auftritt, während die von Janssens beigebrachten Befunde sich nur auf die Reifeerscheinungen männlicher Gameten von Insekten, vor allem von Heuschrecken, beziehen. Doch ist aber für diese Insektengruppe sicher erwiesen, daß hier bei der männlichen Gametenbildung kein Faktorenaustausch vorkommt. Bei *Drosophila* fehlt wieder andererseits der cytologische Nachweis von Chiasmatypie bei der Eireifung. Doch stehen die neuen cytologischen Untersuchungen von Keuneke über die Samenreifung von Fliegen (s. S. 470, Abb. 389) mit der Janssensschen Hypothese nicht in Widerspruch, als hiernach bei der Konjugation der homologen Chromosomen die Überkreuzungsfiguren völlig fehlen. Das heute vorliegende Material genügt eben noch nicht zur Beantwortung der Frage nach dem Mechanismus des Faktorenaustausches. Es ist zu hoffen und zu wünschen, daß gleichzeitige cytologische Untersuchungen und Erbanalysen an einem Objekt, das für beide Arten der Untersuchung günstige Verhältnisse darbietet, auch diese Frage ihrer Lösung näher bringen wird.

d) Vererbung des Geschlechts.

1. Geschlecht als mendelnde Eigenschaft.

In der Regel bestehen die Nachkommen getrennt geschlechtlicher Lebewesen zur Hälfte aus Männchen, zur Hälfte aus Weibchen. Die Nachkommenschaft zweier typisch verschiedener Eltern (Männchen und Weibchen) zeigt also in gleicher Zahl dieselbe Differenz. Die Erscheinung erinnert in hohem Maße an die Verhältnisse, die man bei der Rückkreuzung eines heterozygoten F_1-Individuums mit demjenigen seiner Eltern erhält, von dem das dominante Merkmal stammt. Das hat frühzeitig auf den Gedanken gebracht, daß die Bestimmung und Vererbung der Geschlechter bei den getrennt geschlechtlichen diploiden Tieren und Pflanzen nach dem Schema der Rückkreuzung erfolge. Man braucht nur anzunehmen, daß das eine Geschlecht hinsichtlich der Geschlechtsbestimmungsfaktoren heterozygot ist, wobei der eine Faktor dominiert, das andere homozygot. Die beiden Schemata nach Correns zeigen ohne weiteres die Übereinstimmung der Rückkreuzung eines Monohybriden mit der Geschlechtsvererbung (Abb. 449).

Gewisse Bastardversuche haben dann im Verein mit den Befunden über den Geschlechtschromosomenmechanismus gezeigt, daß hier keine bloße Analogie vorliegt, sondern ein solches Erbverhalten tatsächlich statthat. Correns hat zuerst durch Kreuzungsversuche zwischen einer zwittrigen und einer getrennt geschlechtlichen *Bryonia-Art* (*Bryonia alba* × *B. dioica*) den Beweis erbracht, daß die Geschlechtsvererbung in der Tat nach dem Rückkreuzungsschema erfolgt und daß hier das

männliche Geschlecht als das heterozygotische zu betrachten ist. Die Erfahrungen über geschlechtsgebundene Vererbung führten in der Folge in zwingender Weise zum gleichen Resultat. Nur nötigten die zuerst genauer analysierten Fälle an Schmetterlingen (*Abraxas*, Stachelbeer-

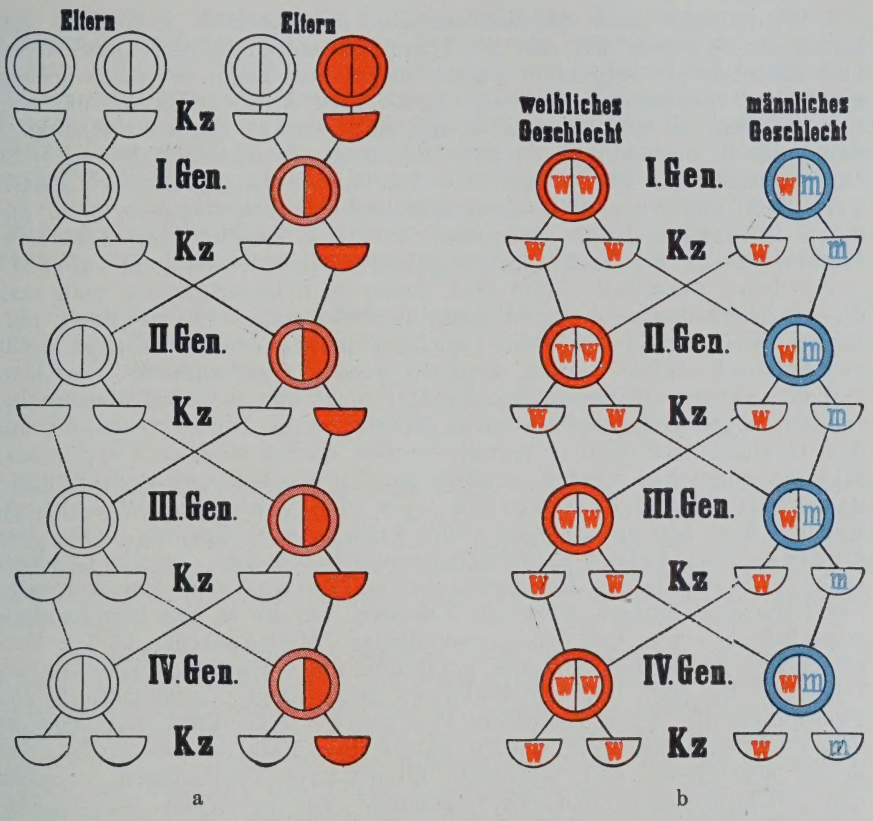


Abb. 449. a Schema der Rückkreuzung eines mendelnden Bastardes (zwischen einer rot- und einer weißblühenden Sippe) mit seinem rezessiven (weißblühenden) Elter, vier Generationen. Jede Pflanze ist durch eine Scheibe repräsentiert, der Saum zeigt die Blütenfarbe an. Die eingeschlossenen Halbkreise stellen die Keimzellen dar, aus denen die Pflanze entstanden ist. Darunter, ebenfalls als Halbkreise, die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen (*Kz*). b Geschlechtsbestimmung nach dem Rückkreuzungsschema eines mendelnden Bastardes, vier Generationen. Jede Pflanze ist wieder durch einen Kreis repräsentiert. Die Farbe des Saumes zeigt das entfaltete Geschlecht an (blau = männlich, rot = weiblich). Die eingeschlossenen Halbkreise stellen die Keimzellen dar, aus denen die Pflanze entstanden ist, mit ihren Tendenzen (m = männlich, w = weiblich). Darunter, als Halbkreise, die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen (*Kz*) mit ihrer Tendenz. Nach Correns.

spanner), hier das weibliche Geschlecht als das heterozygotische anzusprechen. Die cytologischen Untersuchungen haben weiterhin, wie wir schon früher sahen (s. S. 381 u. f.), zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt und in den Geschlechtschromosomen den Mechanismus kennen gelehrt, der die Geschlechtsvererbung nach dem Schema der

Rückkreuzung bedingt. Wir sahen, daß stets das eine (homogametische) Geschlecht (diploid) 2 gleiche Geschlechtschromosomen besitzt, während in dem anderen (heterogametischen) entweder nur ein einziges X-Chromosom angetroffen wird, oder ein X- und ein davon abweichender Y-Partner.

Wenn somit auch der Mechanismus der normalen Verteilung der beiden Geschlechter bei den getrenntgeschlechtlichen diploiden Tieren und Pflanzen als aufgeklärt betrachtet werden kann, so lassen jedoch die bisher vorliegenden Versuche heute noch nicht erkennen, um was für Faktoren es sich bei dem Mendelmechanismus handelt. Man kann zwar durch die Annahme, daß bestimmte Geschlechtsfaktoren (für Männlichkeit und Weiblichkeit) in den Geschlechtschromosomen lokalisiert sind (und zwar beim einen Geschlecht in homozygotem, beim anderen in heterozygotem Zustande) zu einer Formulierung von Erbfaktoren im Mendelschen Sinne gelangen; ihre Anwendung auf verschiedene Einzelfälle führt aber immer zu Schwierigkeiten, man mag die einzelnen Formulierungen gestalten, wie man will. In dieser einfachen Weise kann eben die Geschlechtsbestimmung überhaupt nicht mendelistisch erklärt werden, denn wir wissen ja aus anderen Tatsachen, daß die Anlagen für beide Geschlechter nicht nur in jedem Geschlecht, sondern in jeder Haplophase schon enthalten sind. Die Faktoren, die mit dem Geschlechtschromosom verteilt werden, dürfen nicht als Geschlechtsfaktoren angesehen werden, sondern nur als Geschlechtsdifferenziatoren oder Realisatoren, von deren Wirkung es abhängt, welche der beiden Anlagen zur Entwicklung kommt, wie dies Correns von Anfang an scharf hervorgehoben hat. Ja die cytologischen und genetischen Resultate, speziell bei abnormen Chromosomenkonstellationen nötigen dazu, die Faktoren, um die es sich hier handelt, zunächst als etwas von den „gewöhnlichen" Mendelschen Genen Verschiedenes zu betrachten, zum mindesten die eigentlichen Geschlechtsfaktoren. So sind die von Bridges gefundenen Ausnahmetiere von Drosophila. die XXY enthalten, Weibchen trotz des Vorhandenseins des Y-Chromosoms. Wir werden später noch Fälle kennen lernen, aus denen hervorgeht, daß bestimmte quantitative Beziehungen zwischen den X-Chromosomen und der Gesamtheit der Autosomen für die Geschlechtsbestimmung von Bedeutung sind.

2. Intersexualität.

Goldschmidt hat auf Grund seiner ausgedehnten Versuche mit verschiedenen Schwammspinnerrassen, die in gesetzmäßiger Weise sogenannte intersexuelle Formen ergaben, den bedeutungsvollen Versuch unternommen, die hier vorliegenden Probleme zu klären und mit der Faktorenlehre und dem Hetero-Homozygotie-Schema in Einklang zu bringen. Machen wir uns zunächst mit den Goldschmidtschen Ergebnissen bekannt. Kreuzt man gewisse europäische Schwammspinnerrassen mit japanischen Rassen, die bei Reinzucht stets ein normales Geschlechtsverhältnis aufweisen, so sind die Nachkommen gewisser Kreuzungen regelmäßig zur Hälfte intersexuell, d. h. es wird das eine oder andere Geschlecht mehr oder minder weitgehend umgeändert. So ergibt die Kreuzung japanische ♀ × europäische ♂, normale Männchen und Weibchen in gleicher Zahl. Die umgekehrte Kreuzung dagegen euro-

päische ♀ × japanische ♂ ergab F_1-Tiere, von denen alle Männchen normal waren, während die Weibchen verschiedene Mischungen von männlichen und weiblichen Eigenschaften zeigten, sogenannte Intersexe. In der F_2-Generation trat eine Spaltung in zur Hälfte normale und zur Hälfte intersexuelle Weibchen ein, während die F_2-Generation der reziproken Bastarde in F_2 zwar normale Weibchen und normale Männchen, daneben aber einen Prozentsatz intersexueller Männchen lieferte. Weitere Prüfung von Kreuzungen europäischer und japanischer Rassen ergab nun das wichtige Resultat, daß die Kreuzungen bestimmter Rassen einen schwachen Grad von Intersexualität, die anderer einen stärkeren ergaben, der so weit gesteigert sein kann, daß die intersexuellen Weibchen resp. Männchen in jeder Hinsicht (äußerlich und innerlich) den Individuen des entgegengesetzten Geschlechts glichen (Abb. 450). Die folgende Tabelle zeigt eine Anzahl derartiger Kreuzungen mit dem dabei zutage tretenden Grad der Intersexualität.

Rasse	Kumamoto	♀ ×	Rasse	Gifu	♂	nur	schwach	intersexuelle	♀
„	Hokkaida	♀ ×	„	„	♂	„	stärker	„	♀
„	Schneidemühl	♀ ×	„	„	♂	„	„	„	♀
„	Fiume	♀ ×	„	„	♂	„	hochgradig	„	♀
„	„	♀ ×	„	Ogi	♂	„	völlig in ♂	umgewandelte	♀

Man kann direkt mit Goldschmidt die verschiedenen Rassen je nach dem Grad der Intersexualität, den sie bei Kreuzungen ergeben, als schwache und starke weibliche resp. männliche Rassen unterscheiden und die Vererbungsanalyse dieser Rassen hat das Resultat ergeben, daß sich der Grad der Intersexualität bei den verschiedenen Kreuzungen voraussagen läßt.

Die ganzen Ergebnisse scheinen ohne weiteres zu beweisen, daß hier Faktoren wirksam sind, die quantitativ verschieden sind. Goldschmidt verlegt diese Faktoren auf Grund des Verhaltens der F_1-Generation und der Spaltung in das X-Chromosom resp. in das Eiplasma oder Y-Chromosom (wir erinnern daran, daß bei den Schmetterlingen das weibliche Geschlecht heterogametisch ist), und gibt ihnen in der symbolischen Ausdrucksweise des Mendelismus folgende Deutung:

Jedes Individuum enthält nicht nur die Faktoren für sein eigenes Geschlecht, sondern auch für das entgegengesetzte. Beide Geschlechter erhalten nun einen Weiblichkeitsfaktor (**F**) und einen Männlichkeitsbestimmer **M**, der letztere ist aber im männlichen Geschlecht homozygot vorhanden (**F**) **MM**, im weiblichen Geschlecht heterozygot (**F**) **Mm**, während der erste in beiden Geschlechtern im homozygoten Zustande vorhanden wäre.

F und **M** wirken unabhängig voneinander in einer quantitativ bestimmten Stärke, die als verschiedene Valenz bezeichnet wird. „Die höhere Valenz ist dann entscheidend für das Resultat. Die Quantitänen sind aber derart, daß **M** schwächer ist als **F**, daher in der weiblichen Konstitution nicht zur Wirkung kommt, **MM** aber stärker als **F** und daher in der männlichen Form sich durchsetzt. Man kann nun zur Veranschaulichung der verschiedenen Valenzen willkürliche Zahlenwerte einsetzen. Nehmen wir an, die Weiblichkeitsanlage **F** sei 80 „Einheiten" stark, während einem Männlichkeitsfaktor die Wirkungskraft 60

zukommt. „In der weiblichen Formel (**F**) **Mm** ist dann das **F** um 20 stärker als das **M**, in der männlichen Formel (**F**) **MM** sind dagegen die 2 **M** mit dem Wert 120 um 40 stärker als der weibliche Anteil.“ Wenn man noch annimmt, daß ein bestimmtes Minimum nötig sei, um eine Geschlechtsanlage über die andere triumphieren zu lassen (dies Minimum soll 20 Einheiten betragen), dann haben „wir ein Weibchen (**F**) — **M** $=>$ 20 und ein Männchen, wenn **MM** — (**F**) $=>$ 20; oder anders

Abb. 450. Ansteigende Serie intersexueller Weibchen von *L. dispar*. Oben in der Mitte normales ♀; das letzte Tier zeigt fast rein männliche Charaktere. Nach Goldschmidt.

ausgedrückt: wenn wir die Differenzen der beiden Anlagen e nennen, dann sind die Grenzwerte der beiden Geschlechter + 20 und — 20.“ Auf der beigegebenen Abbildung (Abb. 451) ist die Formel graphisch dargestellt, indem die Werte für e auf einer Geraden angeordnet sind; rechts von + 20 sind Männchen, links von — 20 sind Weibchen, dazwischen sind die intersexuellen Formen. Sind sie heterozygot für **M**, dann sind sie intersexuelle Weibchen, sind sie homozygot für **M**, dann sind sie intersexuelle Männchen.

„Wie erklärt dies nun der Grundversuch? Angenommen, wir haben zwei Rassen, die beide normal sind in bezug auf die quantitative Relation ihrer Geschlechtsfaktoren, die sich aber in den absoluten Werten

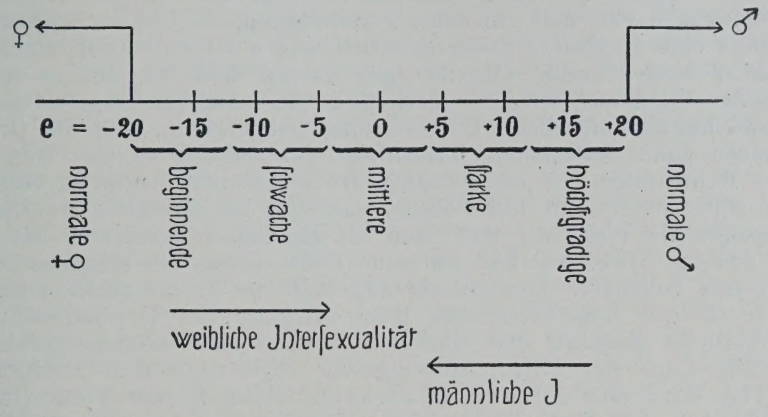
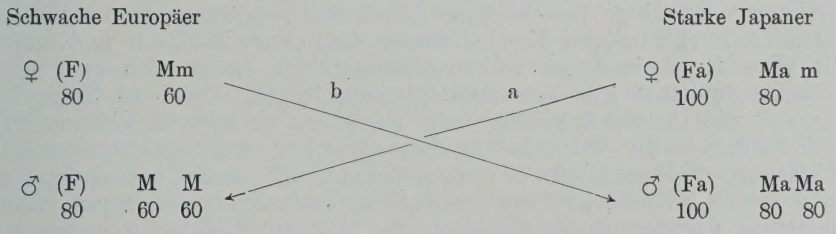


Abb. 451. Schematische Darstellung der Intersexualitätstypen als Ausdruck der Valenzdifferenzen F minus M. Nach Goldschmidt.

der Valenzen unterscheiden. Wir sprechen dabei der Einfachheit halber von starken Formen, wenn die Valenz von **M** relativ hoch ist, und entsprechend von schwachen Formen. Wir könnten dann die folgenden Valenzverhältnisse finden:



Es ist klar, daß beide Rassen, wenn rein gezüchtet, sexuell normal sind. Kreuzen wir dann ein japanisches Weibchen mit einem europäischen Männchen (Pfeil a), dann ist F_1:

F_1 ♀ (Fa)	Mm	F_1 ♂ (Fa)	Ma M
100	60	100	80 60
			140

Der Wert e beträgt dann + und — 40, beide Geschlechter sind normal. Die reziproke Kreuzung aber (Pfeil b) gibt in F_1:

F_1 ♀ (F)	Ma m	F_1 ♂ (F)	M Ma
80	80	80	80 60
			140

Hier ist nun beim Weibchen e = 80 — 80 = 0. Die Weibchen sind also intersexuell, genau halbwegs zwischen den Geschlechtern.

Dies erklärt nun ohne weiteres die Resultate der verschiedenen Kreuzungen, die oben aufgezählt wurden."

Die Intersexualitätsexperimente Goldschmidts haben noch ein weiteres äußerst wichtiges Resultat ergeben. Die Intersexualität besteht nicht darin, daß ein solches Individuum in jedem Teil seines Körpers eine bestimmte Stufe zwischen beiden Geschlechtern einnimmt, vielmehr sind einzelne Organe ganz normal weiblich, andere weisen Zwischenstufen auf, wieder andere sind rein männlich ausgebildet. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hat ergeben, daß die Organe in einer ganz bestimmten Reihenfolge intersexuell werden, und daß diese Reihenfolge der embryonalen Differenzierung reziprok verläuft. „Ein Intersex ist ein Individuum, das sich bis zu einem bestimmten Zeitpunkt als Weibchen und dann als Männchen entwickelt hat, und von diesem „Drehpunkt" an seine Entwicklung als Männchen resp. Weibchen vollendet. Das ansteigende Maß der Intersexualität ist ein Ausdruck der fortschreitenden Rückverlegung des Drehpunktes; der intersexuelle Zustand der einzelnen Organe ist bestimmt durch die zeitliche Lage der Differenzierung vor oder nach dem Drehpunkt" (Zeitgesetz der Intersexualität). Diese letzten Feststellungen Goldschmidts sind vor allem für eine künftige entwicklungsphysiologische Erklärung der Wirkung der Gene von größter Bedeutung.

Daß die Ergebnisse der Goldschmidtschen Versuche auf einer quantitativen Verschiedenheit der Faktoren beruhen, die die Geschlechtstendenz der resultierenden Individuen bedingen, darf wohl als gesichert angenommen werden. Seine Deutung und Formulierung im einzelnen (Verlagerung der betreffenden Faktoren in die Geschlechtschromosomen resp. das Eiplasma, Formulierung als Männlichkeits- und Weiblichkeitsbestimmer, Annahme verschiedener Valenzen) vermögen die von ihm ermittelten merkwürdigen Erscheinungen fraglos zu erklären und stehen mit allen Ergebnissen im vollen Einklang. Sie lassen sich auch ohne weiteres auf fast alle Sexualitätsphänomene der diploiden Tiere anwenden, wie G. selbst gezeigt hat. Doch hat er seine Erklärung ausschließlich auf die Tiere beschränkt. Ob diese mögliche hypothetische Erklärung aber auch die einzig mögliche und somit notwendige ist, steht jedoch keineswegs fest. Die Intersexualitätsversuche geben keinen Aufschluß darüber, ob die Faktoren, die hier zur Wirkung kommen, nur geschlechtsbestimmende Faktoren, Geschlechtsdifferenziatoren sind, oder ob die verschiedenen Valenzen sich auf die eigentlichen Geschlechtsfaktoren beziehen, die hier zur Wirkung kommen und trotz des normal ausgebildeten Geschlechtsbestimmungsmechanismus (Verteilung der Geschlechtsdifferenziatoren) denselben umzustoßen vermögen, ihm also übergeordnet sind.

Der Goldschmidtschen Formulierung erwächst weiter eine Schwierigkeit dadurch, daß sie nur für die Geschlechtsvererbung diploider, getrenntgeschlechtlicher Tiere und Pflanzen, aber nicht für die Geschlechtsbestimmung der Haploiden paßt. Die Sexualität ist aber ein Phänomen, dessen Wesenszüge im ganzen Organismenreich dieselben sind und die dementsprechend auch eine einheitliche Erklärung verlangt. Die Intersexualitätserscheinungen lassen sich aber auch auf eine andere Weise deuten, die diese Schwierigkeiten vermeidet und zugleich den an niederen Organismen gewonnenen allgemeineren Vorstellungen über die Sexualität sich einfügen läßt. Die früher geschilderten *Ectocarpus*-Versuche (s. S. 509) stehen insofern in auffallender Parallele zu den Gold-

schmidtschen Ergebnissen, als in beiden Fällen starke, mittlere und schwache Männchen resp. Weibchen nachgewiesen wurden, deren verschiedene sexuelle Qualität auf quantitativ verschiedene Wirkung gewisser Sexualsubstanzen zurückgeführt werden kann. Trotz der tiefgreifenden Unterschiede, die einen direkten Vergleich der Sexualitätsverhältnisse von Schmetterlingen und Algen nicht ohne weiteres zulassen, scheint doch die Übereinstimmung der in beiden Fällen am nächsten liegenden Erklärungen (die Annahme verschieden starker männlicher und weiblicher Valenzen bei gleichen geschlechtlichen Potenzen), wozu die Versuche in beiden Fällen unabhängig voneinander und in zwingender Weise geführt haben, darauf hinzuweisen, daß hier mehr als eine äußerliche Übereinstimmung vorliegt. Die mehr spezielle Formulierung Goldschmidts, die auf einen Geschlechtschromosomenmechanismus diploider Tiere zugeschnitten ist, läßt sich aber auf haploide Organismen mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung, denen vermutlich *Ectocarpus* zuzurechnen ist, nicht anwenden. Man kann in diesem Fall eines Differenziators zur Erklärung entraten und annehmen, daß sich die eigentlichen Geschlechtsfaktoren direkt selbst manifestieren. Wie ersichtlich, ist aber eine solche Formulierung auch für die Verhältnisse bei *Lymantria* möglich. Die künftige Forschung muß zeigen, ob es sich in der Tat bei den quantitativen Verschiedenheiten der Sexualpotenzen, wie sie in den Intersexualitätserscheinungen der Metazoen einerseits und der relativen Sexualität niederer Organismen andererseits zutage treten, um wirklich wesensgleiche Dinge handelt, und ob man auf diesem Wege zu einer einheitlichen Erfassung des Wesens und der Physiologie der Sexualität zu gelangen vermag.

Bridges Versuche an triploiden *Drosophila*-Formen und F. von Wettsteins an polyploiden Moosen scheinen ebenfalls eher für eine Deutung der Intersexualitätsphänomene in obigem Sinne zu sprechen. Bridges hat durch Untersuchungen von teilweise und ganz triploiden Individuen von *Drosophila* gezeigt, daß die Geschlechtsbestimmung von dem Massenverhältnis zwischen den X-Chromosomen und den Autosomen abhängt. Das normale Weibchen von *Drosophila* besitzt 3 Paar Autosomen und 2 X-Chromosomen, das normale Männchen 3 Paar Autosomen und 1 X- und 1 Y-Chromosom (siehe Abb. 440, S. 542).

Sätze von Autosomen und Zahl der Geschlechtschromosomen	Geschlecht	Verhältnis der X-Chromosomen zu der Zahl der Autosomensätze
2 A + 3 X	♀ Überweibchen	3 : 2 = 1,5
4 A + 4 X	♀	4 : 4 = 1
3 A + 3 X	♀	3 : 3 = 1
3 A + 3 X 1 Y	♀	3 : 3 = 1
2 A + 2 X	♀	2 : 2 = 1
2 A + 2 X 1 Y	♀	2 : 2 = 1
2 A + 2 X 2 Y	♀	2 : 2 = 1
3 A + 2 X 1 Y	Intersexe	2 : 3 = 0,67
3 A + 2 X	Intersexe	2 : 3 = 0,67
3 A (−IV) + 2 X	Intersexe	
2 A + 1 X 1 Y	♂	1 : 2 = 0,5
2 A + 1 X 2 Y	♂	1 : 2 = 0,5
2 A + 1 X	♂	1 : 2 = 0,5
3 A + 1 X	♂ Übermännchen	1 : 3 = 0,33

Aus der Tabelle, auf der die Ergebnisse von Bridges zusammengestellt sind, geht hervor, daß das weibliche Geschlecht dann zur Ausbildung kommt, wenn auf jede Autosomengarnitur mindestens 1 X-Chromosom kommt, wobei die gleichzeitige Anwesenheit von Y-Chromosomen für das Resultat belanglos ist. Bei einem Verhältnis von 3 X-Chromosomen zu 2 Garnituren von Autosomen erscheint allerdings die ganze Konstitution gestört; die sogenannten Überweibchen sind sehr hinfällig und steril. Ist die Zahl der X-Chromosomen geringer als die der Autosomen-Garnituren, dann entstehen Männchen oder Intersexe. Diese Erscheinungen lassen wohl nur den Schluß zu, daß nur das quantitative Verhältnis der Geschlechtschromosomen zu dem gesamten Chromosomensatz für die geschlechtliche Tendenz von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Und zum selben Schlusse führen die Ergebnisse von F. von Wettstein an experimentell polyploid gemachten Moosen. Die Regeneration des (diploiden) Sporophyten eines getrennt geschlechtlichen Mooses liefert diploide monözische Gametophyten (s. S. 358). Solche bivalente Rassen geben Aufschluß über das Verhältnis der Wirkung der einfachen männlichen und weiblichen Anlage. So werden bei den diploiden Gametophyten von *Bryum caespiticium* die Sexualorgane in verschiedenen Verhältnissen angelegt: zuerst tritt eine größere Anzahl rein männlicher Gametangienstände auf, dann zwitterige mit einer Durchschnittszahl von 5 Antheridien und 1 Oogonien und am Ende der Blütezeit einige rein weibliche Stände. Die univalente Tendenz M hat also in ihrer Wirkung eine größere Stärke, als die univalente Tendenz F; diese verstärkte Wirkung äußert sich in der Proterandrie und einer zahlenmäßigen Überlegenheit der Antheridien.

Es gelang nun Wettstein, 2 Moospflanzen (Gametophyten) herzustellen, von der Konstitution FFM (triploid, d. h. 2 weibliche Chromosomengarnituren und 1 männliche) und FFMM (tetraploid). Bei der ersten war also nur die Quantität der weiblichen Tendenz auf das doppelte vermehrt, während bei der zweiten die männliche und die weibliche in gleichem Verhältnis eine quantitative Vermehrung erfahren haben. Im ersten Fall trat das Übergewicht der doppelten Anlagen für F deutlich hervor. Die Proterandrie der FM-Rasse wird im Protogynie verwandelt. Auch die zahlenmäßige Überlegenheit von M wird durch FF ausgeglichen, die Bildung der ♂ -und ♀-Gametangien erfolgt im Verhältnis von 1,37:1. Im zweiten Falle erfolgt aber nicht das, was zunächst zu erwarten war, nämlich ein Gleichbleiben der gegenseitigen Wirkung, sondern die Verdoppelung von M bewirkte noch ein bedeutendes Übergewicht dieser Tendenzen über FF. Die Proterandrie wird verstärkt und das Verhältnis der Antheridien zu den Archegonien steigt auf 13,3:1.

Die Moosversuche F. von Wettsteins zeigen dasselbe wie die *Drosophila*-Resultate, nämlich die Bedeutung, welche dem ganzen Chromosomenbestand (Genomen), ihrer quantitativen Vermehrung und ihrem Verhältnis zu anderen Genomen (resp. einzelnen Chromosomen) für die sexuelle Beschaffenheit (Tendenz) eines Organismus zukommt. Es ist zu hoffen, daß das weitere Studium in den angebahnten Richtungen (Intersexualitätsphänomene, relative Sexualität, Sexualität bei verändertem Chromosomenbestand) dazu führt, dem eigentlichen Wesen der trotz der großen Fortschritte noch in Dunkel gehüllten Sexualität und zwar den eigentlichen Sexualitätspotenzen, nicht nur den Sexualitätstendenzen näher zu kommen.

3. Mutationen.

Wir haben bisher zwei Arten des „Verschiedenseins", des Variierens von Nachkommen und Eltern kennen gelernt: 1. die Modifikationen, die keine erbliche Änderung der eigentlichen Konstitution bedingen, und 2. Neukombinationen infolge von Bastardierung, wobei neue erbliche Veränderungen hervorgehen. Dem Aussehen nach lassen sich beide Arten des Variierens nicht unterscheiden, wie wir früher schon gesehen haben. Was für eine Art des „Verschiedenseins" vorliegt, kann nur durch Vererbungsexperimente festgestellt werden. Während die Modifikationen nach allem, was wir bis jetzt wissen, für das Entstehen neuer erblicher Rassen und Arten völlig belanglos sind, können durch Bastardierungen zahllose neue Sippen zustandekommen, die auch rein herausgezüchtet werden könnnen. Wirklich Neues aber kann auch dadurch nicht entstehen. Das lehrt schon eine einfache Überlegung, denn durch Bastardierung werden ja nur bereits vorhandene Anlagen umgeordnet, neu kombiniert, aber keine neue Anlagen an sich geschaffen. Soll Neues entstehen, dann muß die Beschaffenheit der Gene selbst eine Änderung erfahren.

Auch die erblichen Änderungen, die Mutationen, wie sie neuerdings allgemein genannt werden, lassen sich nach dem bloßen Aussehen nicht ohne weiteres von Modifikationen oder Variationen durch Neukombination unterscheiden. Man hat zwar ursprünglich als Mutationen nur solche Veränderungen aufgefaßt, bei denen der Unterschied gegenüber der Ausgangsrasse ein verhältnismäßig beträchtlicher war. Die neuere Forschung hat jedoch gezeigt, daß die Größe des durch die Mutation bewirkten Unterschiedes zwischen dem Mutanten und der Ausgangsrasse völlig belanglos ist. Auch die meisten neu auftretenden Mutanten unterscheiden sich von den Ausgangssippen in der Regel nicht stärker als einfache Modifikationen. Es kommen zwar gelegentlich auch auffallende Mutationen (Darwins „Sports") vor, aber doch sehr selten. Der wesentliche Unterschied, das dauernde Erblichbleiben kann nur durch sorgfältige Vererbungsversuche festgestellt werden.

Wir wollen hier unter Mutationen nur zweierlei Arten des Auftretens erblicher neuer Eigenschaften verstehen, nämlich 1. erbliche Veränderungen, die durch eine unbekannte Änderung der Konstitution eines Genes, eines Faktors, verursacht sind, wodurch ein neuer mendelnder Grundunterschied bei dem betreffenden Individuum auftritt: sogenannte Gen- oder Faktorenmutationen. 2. Veränderungen, die Hand in Hand mit einer im Vergleich zur Ausgangsrasse veränderten, meist vervielfachten Chromosomenzahl auftreten: Chromosomenmutationen oder Genomveränderungen[1]).

a) Faktorenmutationen.

Die vielen Rassen, die zu den Bastardierungsversuchen benutzt worden sind, sind wohl zum großen Teil auf Genmutationen zurückzuführen. So hat Baur in seinen *Antirrhinum*-Versuchen bisher bereits schon gegen 100 Genmutationen angetroffen und Morgan und seine Mitarbeiter haben bei *Drosophila* noch viel mehr (ca. 500) Mutanten gefunden, die alle in ihren Kulturen aufgetreten sind. Diese Genmutationen beruhen darauf, daß an einem Gen, also einer bestimmten Stelle eines Chromosoms eine Änderung eingetreten ist, wodurch noch nicht

1) Den sehr bezeichnenden Ausdruck „Genomveränderungen" für diese Mutationen hat Jollos (unveröff.) im Handbuch der Vererbungswissenschaft vorgeschlagen.

gesagt ist, daß Gene mit bestimmten Chromosomenstücken identifiziert werden. Worin diese Änderung besteht, entzieht sich bisher unserer Kenntnis. Man hat zwar zunächst angenommen, daß bei rezessiven Mutanten das betreffende Gen einfach in Wegfall gekommen sei. Das kommt in der Tat, wenn nicht für einzelne Gene, so doch für Gruppen von Genen vor, wie gewisse Erfahrungen an *Drosophila* gezeigt haben (Bridges, Mohr). Gerade diese Erfahrungen lehren aber, daß es sich dann um etwas wesentlich anderes handelt, als um Genmutationen in dem Sinne, wie sie hier verstanden sind. Man muß vielmehr an der Meinung festhalten, daß das mutierte Gen, die Anlage, auch im rezessiven Zustand vorhanden ist, aber in irgendeiner Weise eine Änderung erfahren hat, wenn wir auch über die Art dieser Änderung nichts bestimmtes sagen können.

Die Genmutationen vermögen sowohl vegetativ an somatischen Zellen aufzutreten, als auch an Geschlechtszellen. Bei diploiden Organismen tritt eine Genmutation in der Regel nur in einer Garnitur auf. Wenn es sich um einen rezessiven Faktor handelt, kann sie mithin zunächst gar nicht in Erscheinung treten. Nur wenn das neue Merkmal dominant ist, oder wenn zufällig die Mutation in einem Individuum erfolgt, welches in bezug auf den gleichen Erbfaktor bereits heterozygotisch war, kann eine solche Mutation direkt erkannt werden. Sonst ist das Auffinden einer rezessiven Mutation nur durch Analyse einer F_1-Generation möglich. So fand Bateson auf einer *Lathyrus*-Pflanze, die violette Blüten hatte, aber heterozygotisch in dem Faktor B war, welcher rot in violett umwandelt (Bb), einen rotblühenden Sproß von der Formel bb. Solche „vegetativen" Mutationen sind bei Pflanzen sehr häufig. Dagegen sind homozygot auftretende Mutanten viel seltener. Nach Baur sind unter 1000 *Antirrhinum*-Sämlingen wenigstens 2 heterozygotisch mutierte, aber nur 0,05 homozygotisch mutierte. Der Umstand, daß beim Auftreten einer Mutation in einer diploiden Zelle, im allgemeinen immer nur der eine der beiden homologen Partner mutiert, zeigt, daß die beiden Allelomorphen in dieser Hinsicht weitgehend voneinander unabhängig sind.

Man hat lange Zeit geglaubt, daß nur rezessive Merkmale durch Mutation entstehen (daher die Theorie der Verlustmutationen). Doch ist das nicht richtig; es sind sowohl bei *Antirrhinum* wie bei *Drosophila* schon sehr viel dominante Mutanten bekannt geworden.

Theoretisch von Interesse ist noch der Umstand, daß bei Pflanzen wie bei Tieren sogenannte homologe Reihen von Mutationen beobachtet werden. Dieselben Arten von Mutanten, die z. B. bei einem Nagetier auftreten, finden sich in derselben Weise auch bei fast allen übrigen verwandten Nagern. Das gilt für die verschiedensten Merkmale, wie verschiedene Haarfarbe, verschiedene Größenausbildung mancher Organe (Ohren usw.), verschiedene Wuchsformen von Laubbäumen (Pyramidenrasse, Trauerrasse usw.), Schmalblättrigkeit, Krausblättrigkeit, Albinismus und Melanismus und anderes mehr. Durch Kreuzung verschiedener Arten ließ sich der Beweis für den Allelomorphismus mancher homologen Mutanten und somit die tatsächliche Homologie beweisen. Wenn wir auch die Ursache für dieses merkwürdige homologe Mutieren nicht kennen, so spricht die Tatsache an sich doch in hohem Maße dafür, daß die Konstitution der betreffenden Gene einer größeren oder kleineren Pflanzen- oder Tiergruppe eben nur ganz bestimmte, unter Umständen bestimmt „gerichtete" Mutationen zuläßt. Man

kann zur Erklärung dieser Erscheinung mit Baur Analogien aus der Chemie heranziehen. Es gibt speziell in der organischen Chemie ähnliche homologe Reihen, so Abkömmlinge des

Methans: Chlormethyl, Methylalkohol, Formaldehyd, Ameisensäure.

Äthans: Chloräthyl, Äthylalkohol, Acetaldehyd, Essigsäure.

Propans: Chlorpropyl, Propylalkohol, Propylaldehyd, Propionsäure.

„Ebenso wie wir annehmen, daß homologe Veränderungen verschiedener Ausgangskörper diesen homologen Reihen zugrunde liegen, ebenso müssen wir auch wohl annehmen, daß homologe Veränderungen im Bau der Chromosomen (Gene) bei den Organismen den homologen Mutationen zugrunde liegen" (Baur).

b) Chromosomenmutationen.

Eine weit geringere (zum mindesten im Tierreich) Verbreitung und dementsprechend auch Bedeutung kommt den Chromosomenmutationen zu. Sie bestehen darin, daß Individuen auftreten, deren Chromosomenzahl eine andere ist als die der Ausgangsrasse. Während bei Genmutationen an den einzelnen Genen selbst eine Veränderung stattgefunden hat, bleiben hier die Gene (wie bei Neukombination) an sich unverändert, nur ist die ganze Zusammensetzung der Genome, der Garnituren, von der der Ausgangsrasse verschieden. Entweder ist die ursprünglich diploide Garnitur vervielfacht (polyploid) oder verringert (haploid) oder die ursprüngliche Garnitur ist um ein oder mehrere Chromosomen oder Teile von solchen vermehrt resp. verringert oder beide Erscheinungen sind kombiniert. Derartige Veränderungen im Chromosomenbestand können in folgender Weise zustande kommen: 1. Durch Vermehrung der Chromosomen durch Spaltung ohne Verteilung auf Tochterkerne (Polyploidie), 2. durch Nichtauseinanderweichen zweier homologer Chromosomen (Non-disjunction) bei der Reifeteilung (s. S. 544), 3. durch Eliminierung von Chromosomen oder Chromosomenteilen bei einer Kernteilung und Liegenbleiben im Zytoplasma und 4. durch unregelmäßige Reduktion (ganzes oder teilweises Unterbleiben der Paarung homologer Chromosomen) nach Bastardierung.

Am längsten bekannt sind gewisse Riesenformen von *Oenothera lamarckiana*, die sich gegenüber der Stammform durch vermehrte Chromosomensätze auszeichnen, so *O. gigas*, die tetraploid ist (haploid 14 Chromosomen, gegenüber 7 bei *O. lamarckiana)* und *semigigas*, die eine triploide Form darstellt (diploid 21 Chromosomen).

Daß eine Vermehrung der Chromosomengarnitur tatsächlich Riesenwuchs hervorzurufen vermag, haben die schon früher erwähnten Versuche von E. M. und E. L. Marchal und F. von Wettstein über die experimentelle Erzeugung polyploider Formen von Laubmoosen gezeigt. Die Versuche F. von Wettsteins ergaben aber auch, daß polyploide Chromosomensätze nicht unbedingt zu Riesenwuchs führen müssen, indem triploide und tetraploide Moospflanzen Riesenwuchs, oktoploide wieder normalen Wuchs aufwiesen. Auch die von Seiler nachgewiesenen tetraploiden parthenogenetischen Rassen von Psychiden (Schmetterlingen) unterscheiden sich nicht von den zweigeschlechtlichen normalen diploiden Sippen.

Auch bei tetraploiden Pflanzen von Nachtschatten, *Solanum nigrum* und Tomaten *(Solanum persicum)*, die bei den Versuchen von Winkler

aus dem Wundkallus als Adventivsprosse entstanden sind, fand sich Riesenwuchs, der mit einer Reihe anderer kleinerer Veränderungen in der

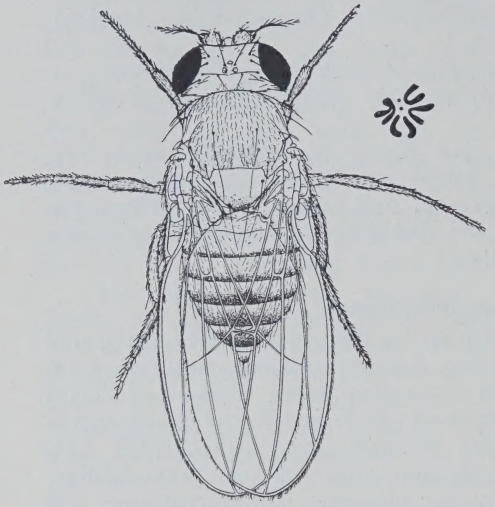


Abb. 452. Normales Weibchen von *Drosophila*. Rechts oben seine Chromosomen. Nach Bridges aus Baur.

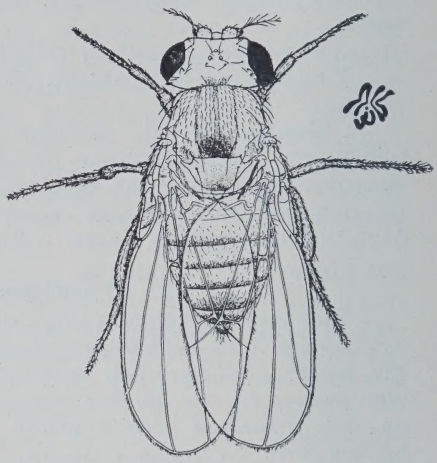


Abb. 453. „Haplo IV" Weibchen von *Drosophila*. Rechts oben seine Chromosomen. Nach Bridges aus Baur.

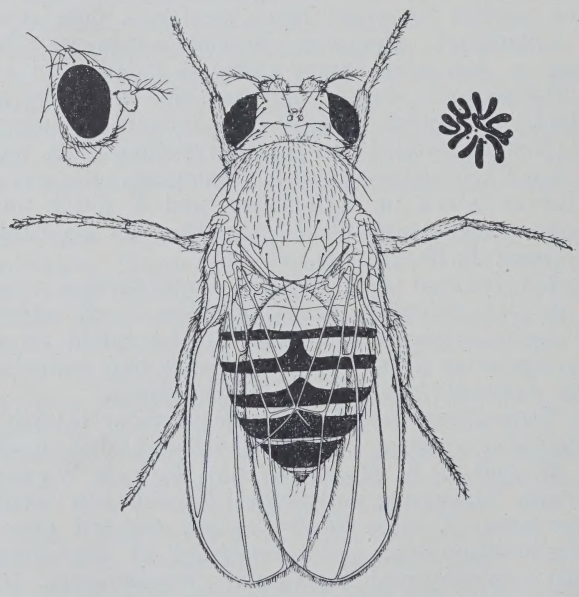


Abb. 454. Triploides Individuum von *Drosophila* mit 3 $\times$ Chromosomen. Rechts oben seine Chromosomen. Nach Bridges aus Baur.

Form verbunden war. Durch Befruchtung einer tetraploiden *Solanum nigrum*-Form mit einer normalen diploiden hat Winkler auch eine triploide Rasse erhalten. Die geschlechtlich erzeugten Nachkommen

dieser *Gigas*-Nachtschatten zeigten die Tendenz, durch Verlust einzelner Chromosomen (auf welche Weise der zustande kommt, ist unbekannt), nach und nach wieder zur normalen diploiden Zahl zurückzukehren. Diese Formen mit verändertem Chromosomenbestand, der zwischen der diploiden und tetraploiden Zahl schwankte, zeigten außerordentliche Unterschiede der Form, Größe usw., die nur auf das Fehlen einzelner Chromosomen einer Garnitur zurückzuführen sind. Das zeigt deutlich, daß auch den quantitativen Unterschieden verschiedener Gengruppen (ein- oder mehrmaliges Vorhandensein einzelner Chromosomen in dem Chromosomenbestand) für die Ausbildung der Merkmale eine entscheidende Bedeutung zukommen kann.

Mit diesen Erfahrungen stehen die Untersuchungen von Blakeslee an dem Stechapfel *Datura stramonium* in Einklang. Während bei dieser Pflanze Genmutationen außerordentlich selten sind, haben Blakeslee u. Belling eine große Anzahl von Mutanten untersucht, die entweder auf der Vermehrung der Chromosomensätze (triploide und tetraploide Formen) oder auf der Vermehrung eines der 12 Chromosomen des haploiden Satzes zurückzuführen sind. Und zwar finden sich diese Vermehrungen um ein Chromosom sowohl bei diploiden als auch bei triploiden und tetraploiden Rassen. Bei den ersten (24 + 1 Chromosomen) finden sich nach Blakeslee alle 12 möglichen Mutationstypen.

Die weitere Durchforschung dieser interessanten, teils natürlich vorkommenden *(Datura)* teils künstlich erzeugten Mutanten (Moose *Solanum)*, verspricht interessante Aufklärungen über die Wirkungen verschiedener Quantitäten der verschiedenen Gene und deren Verhältnis untereinander. Ein großer Teil der Kulturpflanzen (Getreidearten, Blumensorten u. a.) ist offenbar auf diesem Wege entstanden.

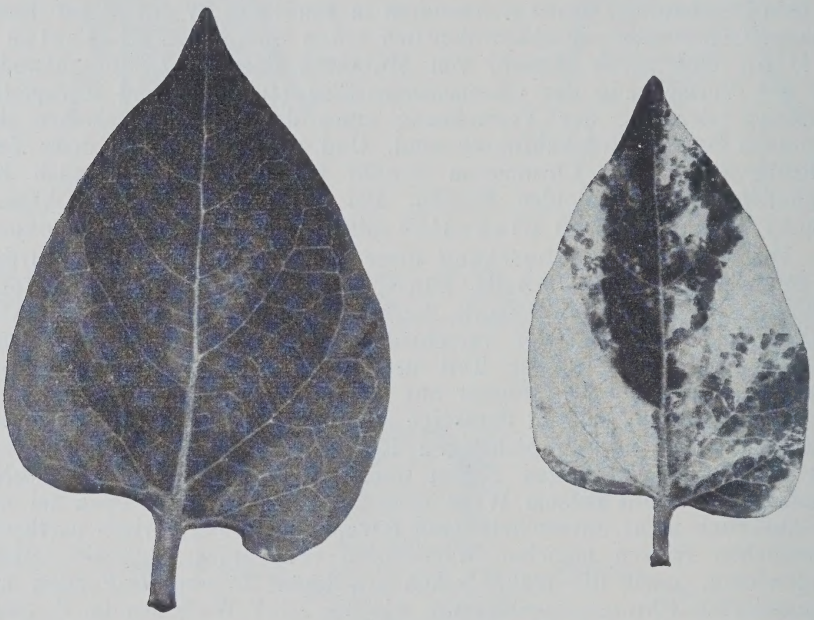
Im Tierreich gehören derartige Veränderungen des Chromosomenbestandes nach unseren bisherigen Kenntnissen zu den Seltenheiten; vor allem ist in wenigen Fällen nachweisbar oder auch nur wahrscheinlich, daß auf diesem Wege neue Rassen entstehen. Doch sei auf die äußerlich nicht unterscheidbaren tetraploiden, obligatorisch parthenogenetischen Rassen mancher Wirbellosen (Psychiden, *Artemia salina*) hingewiesen, sowie die früher schon erwähnten *Drosophila*-Formen mit abgeändertem Chromosomenbestand, wie die XXY-Weibchen (s. S. 544), die Haplo- und Triplo-IV-Tiere (s. S. 545) sowie andere Triploid-Formen. Die Haplo IV- und die normalen triploiden Tiere von *Drosophila* zeigen auch phänotypische Unterschiede. Normale triploide Tiere erwiesen sich als normale nur etwas größere Weibchen, die vor allem auch relativ größere Augen mit größeren Fazetten besitzen (Abb. 454).

Die Haplo-IV-Tiere unterscheiden sich von den normalen durch etwas geringere Größe, blassere Färbung und stärkere Ausbildung der Dreizackzeichnung auf dem Thorax und geringere Größe der Borsten (Abb. 453). Bei Rückkreuzung mit der Normalrasse spalten sie in normale und Haplo-IV-Tiere im Verhältnis von 1:1 auf.

4. Nichtmendelnde Vererbung.

Die vorhergehenden Kapitel haben uns gezeigt, daß der Mendelismus und die Chromosomentheorie der Vererbung fast alles Erbgeschehen bestimmt. Auch dort, wo bei Kreuzung entfernter Sippen von den Mendelgesetzen völlig abweichende Ergebnisse zutage treten, haben die-

selben durch die Chromosomentheorie ihre volle Aufklärung erfahren. Hier sind die Unterschiede in der Beschaffenheit und der Zahl der Chromosomen so groß, daß der Mechanismus der Reduktionsteilung entweder überhaupt nicht mehr funktioniert oder größere oder kleinere Störungen erfährt. So entstehen z. B. durch Rückkreuzungen von Artbastarden mit einem der Eltern bei manchen Schmetterlingen triploide Bastarde dadurch, daß bei der Bildung der F_1-Gameten die Chromosomenkonjugation und Reduktion unterbleibt. Die Nachkommen dieser Rückkreuzung züchten nun intermediär weiter, weil immer der eine Chromosomensatz ungepaart bleibt. So besteht auch hier die Chromosomentheorie der Vererbung völlig zu Recht. Doch soll auf diese Ver-



a b

Abb. 455. Blätter von *Mirabilis Jalapa* (a) und *Mirabilis Jalapa albomaculata* (b). Nach CORRENS.

hältnisse hier nicht weiter eingegangen, sondern vielmehr die Frage behandelt werden, ob es überhaupt Rassenbastarde gibt, die nicht durch in Chromosomen gelegene Gene bedingt sind.

Für Tiere ist nun etwas derartiges bisher nicht mit Sicherheit bekannt. Gewisse Fälle, die als Beweis für eine plasmatische Vererbung von mütterlicher Seite angeführt werden, sind nicht genügend analysiert und lassen auch andere Deutungen zu (s. S. 571). Dagegen sind bei Pflanzen verschiedentlich Merkmale genauer untersucht worden, die plasmatisch vererbt werden, und zwar vielfach rein mütterlich. Es handelt sich hauptsächlich um Vererbung bei Pflanzen mit gescheckten Blättern. So gibt es bei *Mirabilis Jalapa* eine Rasse *albomaculata*, die statt grüner unregelmäßig gelblich-weiß und grün gescheckte Blätter besitzt (Abb. 455). Die Verteilung dieser weißen Flecke ist außerordentlich verschieden und es kommen sowohl ganz grüne als

auch ganz gelblich-weiße Blätter vor. Die vegetativ grünen Zweige bleiben auch weiterhin grün und desgleichen die gelblich weißen, und das gleiche Verhalten zeigen auch die Deszendenten von grünen und weißen Ästen hinsichtlich ihrer Erblichkeit. Grüne Nachkommen bleiben grün, gescheckte werden in der Regel wieder gescheckt und die weißen weiß. (Doch gehen die Keimlinge der letzteren durch Chlorophyllmangel bald zugrunde.) Es findet also in weitem Maße vegetative Aufspaltung statt.

Correns, der diese Verhältnisse genauer analysiert hat, hat durch Kreuzungen gezeigt, daß die Vererbung hier rein mütterlich erfolgt. Nach Bestäubung einer Blüte auf einem weißen Ast oder an einer weißen Stelle eines gescheckten Astes mit dem Blütenstaub einer normal grünen Pflanze erhält man nur weiße, bald absterbende Keimlinge. Die umgekehrte Kreuzung einer grünen Pflanze oder eines grünen Astes einer gescheckten Pflanze mit Pollen von einem weißblühenden Ast geben dagegen rein grüne Pflanzen, die auch weiterhin konstant grün sind. Blüten auf einem gescheckten Ast geben bei Selbstbefruchtung grüne, gescheckte und weiße Nachkommen, und dasselbe Resultat erfolgt bei entsprechenden Blüten von einem weißen Ast, die mit Pollen von einem weißen Aste oder solchen von einem grünen Aste bestäubt wurden. All dies zeigt, daß das betreffende Merkmal nur durch die Eizelle übertragen wird und nicht spaltet.

Neben diesem Vererbungsmodus durch die Eizelle, bei dem sowohl bunte, weiße und grüne Sämlinge von den betreffenden Eiern gebildet werden, ist bei anderen Pflanzen auch eine Vererbung durch die Eizelle bekannt geworden, bei der nur bunte Sämlinge entstehen. Ferner sind aber auch Fälle von Buntscheckigkeit untersucht worden, bei der nur bunte Sämlinge entstehen, deren Vererbung aber durch beiderlei Geschlechtszellen bedingt ist, so wie eine Buntscheckigkeit bei deren Zustandekommen beiderlei Geschlechtszellen beitragen, bei denen aber sowohl bunte, weiße wie grüne Sämlinge in der Nachkommenschaft entstehen.

Die Fälle von Buntblättrigkeit finden offenbar ihre Erklärung darin, daß neben den eigentlichen Erbfaktoren für das Auftreten der grünen Chromatophoren auch irgendein plasmatischer Faktor beteiligt ist. Wenn dieser plasmatische Faktor in dem Chromatophor selbst liegt, so erfolgt gleichzeitig eine vegetative Aufspaltung wie im Falle von *Mirabilis*, während durch eine Lokalisation im Protoplasma eine Vererbungsweise ohne vegetative Spaltung erklärt werden kann. Wenn auch über die Beteiligung des Cytoplasmas resp. der Chromatophoren bei dieser nicht mendelnden Vererbung kaum ein Zweifel bestehen kann, so ist doch noch vieles dabei ungeklärt und bedarf weiterer Aufklärung.

D. Entwicklungsphysiologie.

1. Determinationsproblem.
   a) Grundvorgänge der Embryonalentwicklung der Metazoen.
   b) Fragestellung und Begriffe.
   c) Kausalanalyse des Determinationsproblems.
      1. Regulationseier.
      2. Mosaikeier.
      3. Erbungleiche Kernteilung oder Plasmadifferenzierung als Ursache der Determinierung.
      4. Folgerungen.
2. Aeußere Faktoren der Entwicklung.

3. Innere Faktoren der Entwicklung.
   a) Formative „Reize" als Entwicklungsfaktoren.
   b) Hormone als Entwicklungsfaktoren.
      1. Harmozone (Thyreoidea).
      2. Geschlechtshormone.

Aus Zellen ohne oder mit geringer Differenzierung (gleichmäßiger Plasmabeschaffenheit oder geringerer Verschiedenheit im Bau desselben), wie sie aus der Fortpflanzung hervorgehen, entstehen durch den Vorgang der Entwicklung, die für die einzelnen Arten charakteristischen, oft sehr komplizierten Formen. „Entwicklung ist das Entstehen wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit" (Roux). Und dieser Wechsel der Formen im Leben der einzelnen Individuen vollzieht sich während der ganzen Dauer ihrer Existenz von der Fortpflanzung bis zum Tode. Entwicklung, Entstehung wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit treffen wir bei allen Organismen, einzelligen wie vielzelligen. Bei den ersten gelangt alle Formmannigfaltigkeit innerhalb einer einzigen Zelle zur Ausbildung, bei den vielzelligen oder Heteroplastiden durch die Differenzierung von verschiedenen Zellgruppen zu Organen und Geweben. Früher hatte man meist angenommen, daß das Zustandekommen dieser Formenmannigfaltigkeit nur zu beschreiben, nicht kausal zu erfassen sei. Es ist das Verdienst von W. Roux, mit allem Nachdruck darauf hingewiesen zu haben, daß auch die Erscheinungen der Formbildung und -entwicklung der kausalen Forschung zugängig sind, daß eine wahrhafte Physiologie der Entwicklung möglich ist, daß dieselbe in befriedigender Weise aber nur durch die Anwendung der exakten Induktion, durch die Einführung des analytischen Experimentes betrieben werden kann. Er hat daher das Verdienst, theoretisch und praktisch eine neue biologische Disziplin begründet zu haben, die er Entwicklungsmechanik benannte, wobei der Ausdruck Mechanik im weiten Kantischen Sinne des Physikalisch-Chemischen, nicht im engeren Sinne der Physiker gebraucht wird. Doch geben wir hier der Bezeichnung Physiologie der Entwicklung den Vorzug.

Die experimentelle Vererbungslehre hat uns im Verein mit der Cytologie gezeigt, daß die Eigenschaften, die Merkmale der Organismen auf Anlagen, Faktoren beruhen, die wir als korpuskuläre, in den Chromosomen lokalisierte Gebilde annehmen müssen. Ob dies nur für Rassen- und Artmerkmale gilt, für die allein das bisher durch den Mendelismus hat nachgewiesen werden können, oder auch für die Gattungs- und höheren Gruppenmerkmale (Familien, Ordnungen, Klassen usw.) steht dahin. Viele Biologen nehmen im Anschluß an Boveri u. a. an, daß die letzten Merkmale plasmatisch vom Ei aus bestimmt würden. Man gründet diese Ansicht darauf, daß bei Bastardierung von Angehörigen verschiedener Gattungen oder gar verschiedener Ordnungen von Echinodermen die sich entwickelnden Larven zunächst rein mütterliche Charaktere zeigen. Doch vermögen diese Experimente in keiner Weise den daraus gezogenen Schluß zu rechtfertigen, da einmal hier eine genauere Erbanalyse infolge des frühzeitigen Abbruches der Entwicklung nicht möglich ist, und andererseits die Entwicklung der tierischen Eier ja nicht erst mit der Befruchtung einsetzt, sondern bereits vorher schon, eventuell sogar im unreifen, unbefruchteten Ei begonnen hat, wodurch bereits durch Gene bedingte Plasmadifferenzierungen zur Ausbildung gelangt sein können. So steht zunächst nichts im Wege, auch für die Merkmale der höheren systematischen Gruppen,

solche in den Chromosomen lokalisierten Anlagen anzunehmen, zumal direkt Gene bekannt geworden sind, die gewisse Eigenschaften von Eiern (z. B. bei Seidenspinnern) bedingen.

In welcher Weise nun die Anlagen, die Gene, im Laufe der Entwicklung realisiert werden, darüber wissen wir zurzeit nichts. Zwar hat Goldschmidt den Versuch unternommen, auf Grund seiner Intersexualitätsversuche eine ausgearbeitete Hypothese der Vererbung und des Wirkens der Gene in der Entwicklung aufzustellen, die man kurz als eine Enzym-Hormon-Hypothese bezeichnen kann. So wichtig und bedeutungsvoll der durch Goldschmidt erbrachte Hinweis der quantitativen Wirkungen der Gene und der Nachweis ihres zeitlich aufeinanderfolgenden Eingreifens in den Gang der Entwicklung auch sind, und so hoch auch der erfolgreiche Versuch der Verknüpfung der genetischen Resultate durch entwicklungsphysiologische Analyse zu bewerten ist, so muß doch gesagt werden, daß die daraus gefolgerte Enzym-Hormonwirkung durchaus hypothetisch ist. Ob der Versuch zu einer fruchtbaren Theorie führen wird, das können erst künftige entwicklungsphysiologische Studien an genetisch genau studiertem Material entscheiden. Die übrigen in der biologischen Literatur vorliegenden sogenannten Theorien der Entwicklung, wie die Keimplasmatheorie A. Weismanns, die Theorie der Biogenesis von O. Hertwig u. a. sind aber noch weniger gesichert und den meisten von ihnen kommt nicht einmal der Wert einer brauchbaren Arbeitshypothese zu. Was sich an dem mit großer Konsequenz des Denkens und mit gründlicher Berücksichtigung des Erfahrungsmaterials seiner Zeit durchgeführtem Hypothesengebäude Weismanns bewährt hat, bezieht sich nicht auf die Entwicklung, sondern auf die Vererbungsvorgänge; in den Genen hat sein „Keimplasma" ja eine experimentelle Bestätigung erfahren. Seine Auffassung von der erbungleichen Kernteilung und dem rein evolutionistischen Charakter der Entwicklung ist dagegen durch die experimentelle Forschung widerlegt worden. Andere sogenannte Entwicklungstheorien gehören in die Gruppe jener rein spekulativen Erklärungsversuche, die das zu Erklärende nur mit Begriffen umschreiben. Die oben erwähnte Goldschmidtsche Theorie bedeutet insofern einen Fortschritt, als sie eine gute Arbeitshypothese darstellt; trotzdem müssen wir vorderhand auf eine geschlossene Theorie der Entwicklung verzichten.

Bei dem Mangel einer solchen kann es natürlich nicht unsere Aufgabe sein, hier auch nur einen gedrängten Überblick der vorliegenden entwicklungsphysiologischen Ergebnisse zu bringen. Wir begnügen uns, eines der Hauptprobleme der Entwicklungsphysiologie, das Determinationsproblem der Embryonalentwicklung der Metazoen etwas ausführlicher zu behandeln, um an ihm zu zeigen, welcher Art Fragen es sind, um die es sich bei der Entwicklungsphysiologie handelt und mit welchen Methoden und Mitteln sie erfolgreich bearbeitet werden können. Der Darstellung dieses Problems legen wir ausschließlich die Verhältnisse an Metazoen (und zwar nur die frühe Embryonalentwicklung) zugrunde, die als sogenannte „geschlossene Systeme" der Fragestellung und experimentellen Bearbeitung trotz oder vielleicht gerade wegen der größeren Kompliziertheit günstigere Verhältnisse darbieten, als die mehr Möglichkeiten aufweisenden „offenen Systeme" der pflanzlichen Organismen.

Die Probleme sind jedoch bei den Pflanzen im Prinzip die gleichen, wie wir sie im Folgenden für die frühe Embryonalentwicklung der Tiere

kennen lernen werden. Bei den meisten Pflanzen wiederholen sich nur die wesentlichen Formbildungsvorgänge fortwährend während des ganzen Lebens (oft periodisch, wie das jährliche Treiben und Blühen unserer mehrjährigen Gewächse), was durch das schon früher erwähnte dauernde Vorhandensein meristematischer omnipotenter Zellkomplexe gewährleistet wird. Es ist das aber keineswegs eine Erscheinung, die nun wieder auf die Pflanzen beschränkt wäre; vielmehr treffen wir bei vegetativer Vermehrung (s. S. 346) und den Regenerationsvorgängen der Tiere die gleiche Fähigkeit, indem auch dort in späterem ausgebildetem Zustand aus Material, das eventuell vorher andere Verwendung gefunden hatte, wieder typische neue Formbildungsprozesse einsetzen. Da es sich aber auch bei den Regenerationsvorgängen nicht um prinzipiell andere Probleme handelt, als sie bei der Embryonalentwicklung der Tiere uns entgegentreten, letztere aber besser analysiert ist, so können wir uns hier auf die entwicklungsphysiologische Behandlung der Embryonalentwicklung der Metazoen beschränken. Weiterhin soll dann an Hand einiger charakteristischer Beispiele die Beteiligung äußerer und innerer Faktoren an der Entwicklung aufgezeigt werden.

1. Determinationsproblem.

a) Grundvorgänge der Embryonalentwicklung der Metazoen.

Ehe wir in die Behandlung des Determinationsproblems eintreten, erscheint es notwendig, eine kurze Schilderung der frühen Embryonalentwicklung der Metazoen zu geben, um eine Vorstellung zu gewinnen von den Formbildungsprozessen, die sich hierbei abspielen. Wir wollen hierbei die vielen Modifikationen, die sich bei den einzelnen Tiergruppen finden, unberücksichtigt lassen und uns mit der Darstellung des Haupttypus der Gastrulation und Keimblattbildung begnügen, wie er bei den Echinodermen und unter den Wirbeltieren bei den Amphibien ausgeprägt ist.

Das befruchtete Ei eines Tieres wird durch rasch aufeinanderfolgende Zellteilungen in eine Anzahl von kleineren Zellen von teilweise verschiedener Größe in mehr oder minder regelmäßiger Weise zerlegt. Beim Seeigel *(Strongylocentrotus livisus)* spielt sich der Vorgang in folgender Weise ab (Abb. 456). Schon im unbefruchteten aber reifen Ei läßt sich eine bestimmte Polarität erkennen, indem ein Ring von rotem Pigment auftritt, der mit seinem Durchmesser normal zur primären Eiachse steht und unterhalb des Äquators bis gegen den einen Eipol sich erstreckt. Dieser, der vegetative Pol bleibt als helle Kalotte pigmentfrei. Die zwei ersten Teilungen gehen durch die primäre Eiachse und teilen das Ei in vier gleiche Furchungszellen (Abb. 456 b, c). Durch die dritte Teilung werden die vier Zellen in 4 pigmentfreie und in 4 den Pigmentring enthaltende zerlegt. Die pigmentfreien Zellen werden weiterhin in 8 gleiche Zellen aufgeteilt, die sogenannte animale Keimhälfte, während jede der 4 pigmenthaltigen je eine kleine pigmentfreie Zelle aus dem Material der Kalotte an dem vegetativen Pol abschnüren und auf diese Weise vier Makromeren und vier Mikromeren bilden (d, e). Unter Benützung des roten Pigmentes als Marke konnte Boveri das Schicksal der drei verschiedenen Zellkränze des Sechzehnzellstadiums durch die folgenden Stadien hindurch bis zur Bildung der Organe verfolgen.

Nach weiteren Zellteilungen bildet sich im Zentrum des Zellhaufens

eine Höhle, die Furchungshöhle (Blastocöl) und die Zellen ordnen sich als einschichtiges Epithel an. So entsteht eine Hohlkugel, die Blastula, ein Stadium, das man bei den meisten Metazoen findet, während die übrigen Bildungen aufweisen, die sich davon ableiten lassen. Man kann von den ersten Furchungsstadien an den oberen animalen Pol

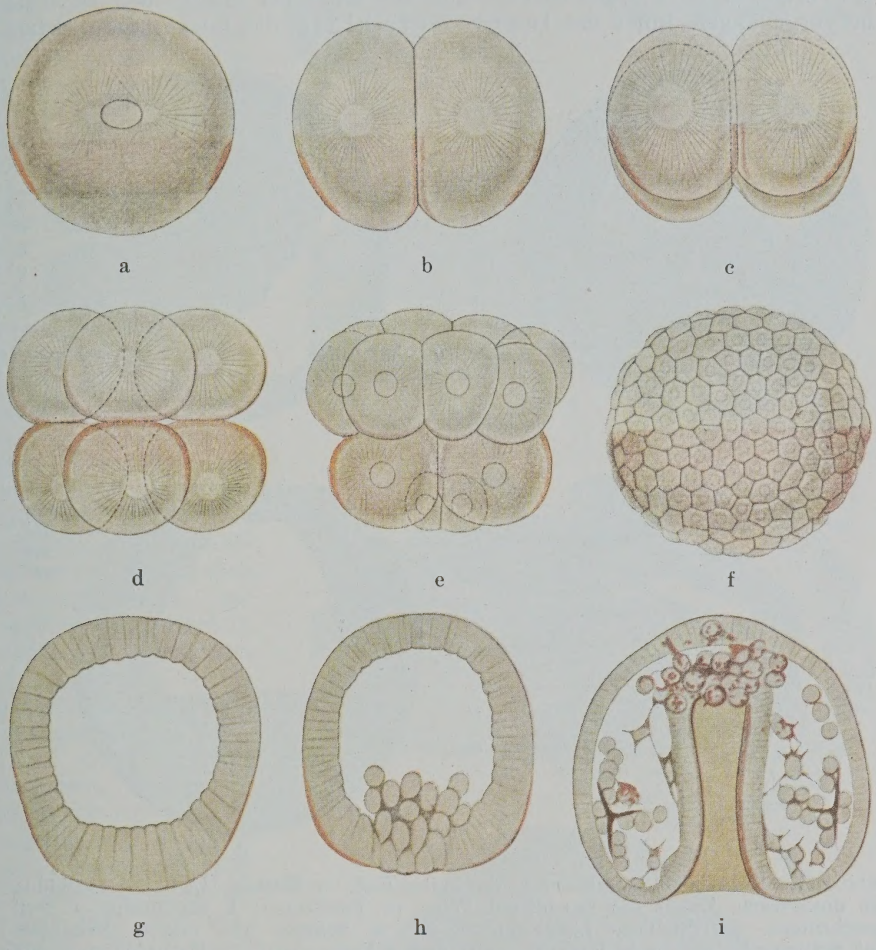


Abb. 456. Furchung mit Gastrulation des *Strongylocentrotus*-Eies. a ungeteiltes Ei b 2-Zellstadium, c 4-Zellstadium, d 8-Zellstadium, e 16-Zellstadium, f Blastula; g Schnitt durch die Blastula, h Einwanderung der Mesenchymzellen, i Ende der Gastrulation, Bildung des sekundären Mesenchyms vom Grunde des Urdarms. Nach dem Leben. Nach Boveri.

(so genannt, weil aus diesem Zellmaterial späterhin die sogenannten animalen Organe, Nervensystem usw. sich entwickeln), von dem unteren vegetativen Pol, der das Material für die vegetativen Organe (Darm usw.) liefert, unterscheiden.

Aus dem Blastulastadium entwickelt sich ein Gastrulastadium, das allerdings bei verschiedenen Formen in verschiedener Weise zustande kommt. Bei der einschichtigen Seeigelblastula geschieht das in der

Weise, daß vom vegetativen Pol aus die Abkömmlinge der vier pigmentierten Makromeren nach innen eingestülpt werden (Abb. 456i). Den durch die eingestülpte Zellschicht umgebenen Raum nennt man Urdarm, die Einstülpungsöffnung Urmund (der später entweder zum After, bei andern Tiergruppen zum Mund wird). Außen befindet sich das äußere Keimblatt oder Ektoderm, aus der animalen Hälfte der Blastula hervorgegangen, innen das innere Keimblatt, das Entoderm. Schon

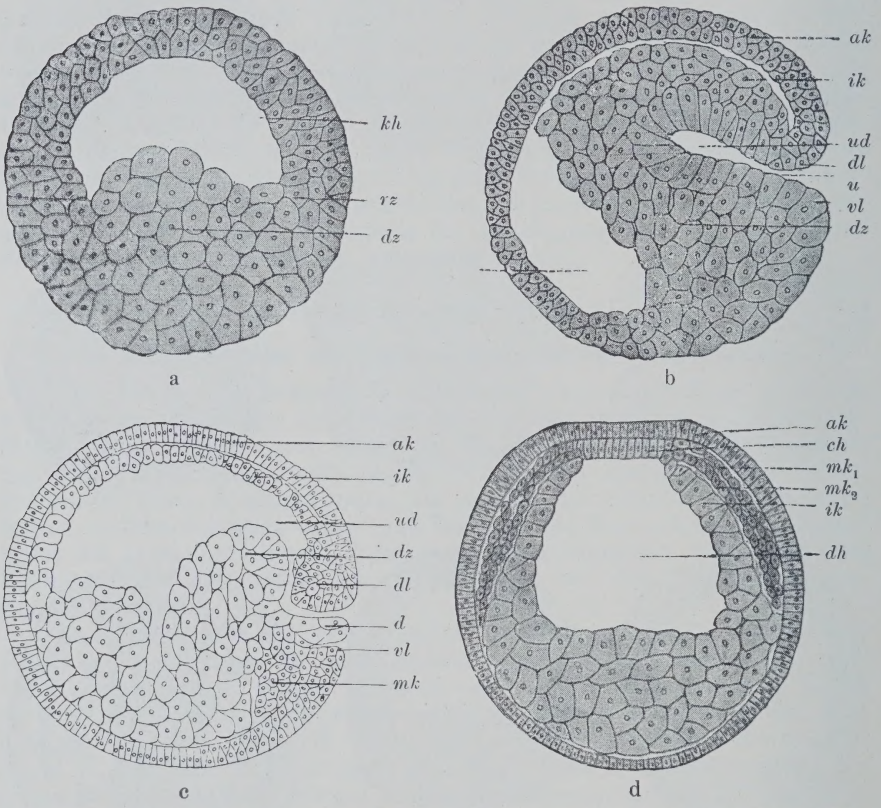


Abb. 457. Blastula und Gastrulation des *Triton*-Eies. a Blastula (*kh* Keimblasenhöhle, *dz* dotterreiche Zellen des vegetativen Poles, *rz* Randzone); b beginnende, c fortgeschrittene Gastrulation, Längsschnitte (*ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt, *mk* mittleres Keimblatt, *ud* Urdarm, *u* Urmund, *d* Dotterpfropf, *dz* Dotterzellen, *dl* und *vl* dorsale und ventrale Lippe des Urmundes); d Querschnitt durch einen Embryo mit Bildung des Mesoderms (mk_1 und mk_2 parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *dh* Darmhöhle, *ch* Chordaanlage [Urdarmdach]). Nach O. Hertwig.

vor Beginn der eigentlichen Gastrulation wanderten die Abkömmlinge der Mikromeren des vegetativen Pols in die Furchungshöhle ein (h); sie werden zu dem primären Mesenchym, das sehr frühzeitig die Kalkskelette der Echinodermenlarven zur Ausbildung bringt. Später wandern vom Grunde des Urmundes weitere Mesenchymzellen in die Furchungshöhle und es schnüren sich von beiden Seiten desselben zwei Falten oder Säckchen ab, die das dritte Keimblatt, das Mesoderm, bilden. Die Höhlen der Mesodermsäckchen werden zur Leibeshöhle, dem Cölom.

Bei vielen Tiergruppen wird der Urmund in der Medianebene nach vorn oder nach hinten verschoben, wodurch schon sehr frühzeitig an den sich entwickelnden Keimen die künftige Bilateralsymmetrie des Körpers sichtbar wird. So wird bei den Amphibienblastulen das oberflächliche Material am künftigen hinteren Pol eingestülpt, resp. nach innen verschoben und vom Ektoderm umwachsen (Abb. 457). Die Blastula des Amphibienkeimes unterscheidet sich von der einschichtigen der Echiniden durch die Mehrschichtigkeit. Am animalen Pol finden sich kleinere Zellen, am vegetativen größere in vielfachen Lagen übereinander, die einen großen Teil der Furchungshöhle ausfüllen (Abb. 457a). Beide Zellsorten gehen in der Äquatorgegend, der sogenannten Randzone ineinander über. In der Randzone erfolgt auch die Einstülpung. Der Urmund ist hier spaltförmig.

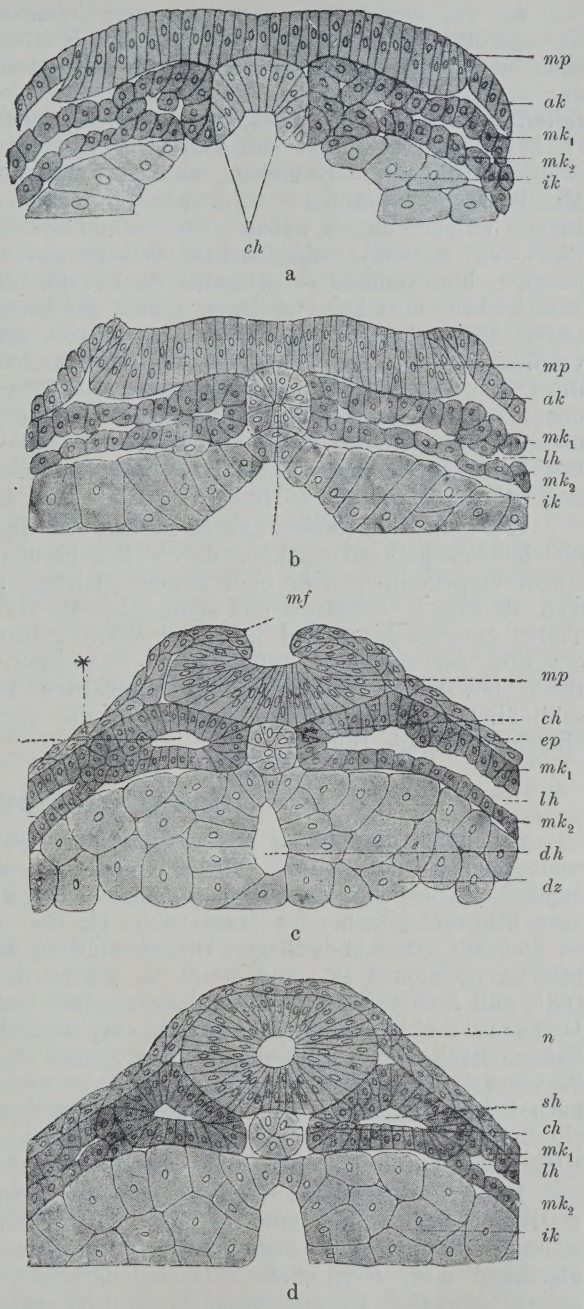


Abb. 458a—d. Vier Querschnitte durch den Rükkenteil älterer Embryonen von *Triton*. a Medullarplatte differenziert, Chorda im Beginn der Abschnürung; b Medullarplatten- und Chordabildung weiter fortgeschritten; c Medullarfurche kurz vor der Umbildung zum Neuralrohr. Sonderung des Mesoderms in die dorsalen Ursegmente (*sh*); d Neuralrohr geschlossen; *ak* äußeres, *ik* inneres Keimblatt, mk_1 und mk_2 parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *mp* Medullarplatte, *mf* Medullarfalte, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, *n* Nervenrohr, *ep* Epidermis, *sh* Segmenthöhle. Nach O. Hertwig.

An der weiteren Entwicklung der *Triton*-Keime sei nun noch die Entwicklung der ersten Stadien der Hauptorgane der Wirbeltierembryonen kurz geschildert. Das Mesoderm entsteht zu beiden Seiten des oberen einschichtigen Urmunddaches als seitliche Falten (Cölomfalten nach O. Hertwig) oder nach neueren Auffassungen von O. Mangold u. Vogt aus dem Urdarmdach, das sich selbst aus der sich einstülpenden Randzone ableitet. Sehr früh teilt sich dieses Mesoderm in ein äußeres somatisches und ein inneres viszerales Blatt, welche das Cölom, die sekundäre Leibeshöhle, auskleiden (Abb. 457 d, 458). Der dorsale Teil gliedert sich aber frühzeitig in paarige hintereinander gelegene Säcke ab, die Ursegmente oder Muskelsegmente, aus denen später die Rumpfmuskulatur usw. wird (Abb. 458). Etwa gleichzeitig gliedert sich aus dem Urdarmdach ein verdickter, die ganze Achse des Embryos durchziehender Zellstreifen ab, die Chorda, die Grundlage des Achsenskelettes der Wirbeltiere. Aus dem darüberliegenden Ektoderm aber wird zur selben Zeit nach Verdickung der Zellschicht die sogenannte Medullarplatte, die Anlage des Zentralnervensystems, nach innen abgeschnürt resp. überwachsen und schließlich zu dem Neuralrohr (Abb. 458).

Wir sehen aus dieser kurzen Skizze, wie durch Zellbewegungen, ungleiche Wachstumsvorgänge, durch Wucherungen und Faltungen aus einem ursprünglich mehr oder minder gleichartigen Material von Zellen sich die drei Keimblätter und schließlich die Hauptorgane des künftigen Tieres entwickeln. Hand in Hand damit gehen Veränderungen in der Struktur der einzelnen Zellgruppen (was schon in verschiedenen Strukturen bestimmter Eibezirke im ungeteilten Ei beginnen kann), die schließlich zu der Differenzierung in die verschiedenen Gewebe der einzelnen Organe führen.

b) Fragestellung und Begriffe.

Schon bei der obigen Darstellung der Embryonalentwicklung tierischer Eier wurde erwähnt, daß sich vielfach bestimmte Organe auf einzelne Teile des sich furchenden Keimes oder gar des ungeteilten Eies zurückführen lassen. Es fragt sich, ob das allgemein der Fall ist, ob dies mit einer endgültigen Determinierung des Schicksals der Keimbezirke verbunden ist, und wenn ja, wann diese Determinierung eintritt und welche Entwicklungsvorgänge sie umfaßt. Das Problem der Determination umfaßt demnach, kurz ausgedrückt, den Komplex von Fragen nach dem Zeitpunkt des Auftretens der Lokalisation und dem Wesen der organbildenden Faktoren. Wenn auch auf diese Fragen heute noch keine endgültige Antwort gegeben werden kann, so hat doch die entwicklungsmechanische Forschung der letzten Jahrzehnte eine Reihe wichtiger und interessanter Ergebnisse zutage gefördert.

Derartige Experimente konnten und können natürlich in systematischer Weise und mit Aussicht auf Erfolg nur dann ausgeführt werden, wenn zuvor unter Berücksichtigung des vorliegenden vergleichend morphologischen Tatsachenmaterials eine hypothetische Beantwortung der Fragen versucht wurde, auf Grund der bestimmte, experimentell prüfbare Fragestellungen ableitbar, deduzierbar sind. Vielleicht auf keinem anderen Gebiet der Biologie zeigt sich so stark die Notwendigkeit der Hypothese sowie die Abhängigkeit und Verflochtenheit der kausal-analytischen Methode, der exakten Induktion, mit der

generalisierenden Induktion. Wir sind daher auch genötigt, vor der Schilderung der experimentellen Ergebnisse über die Entwicklung und das Determinationsgeschehen bestimmte Fragestellungen und Begriffe kurz zu behandeln.

Die erste sich aufdrängende Frage bei einer systematischen Untersuchung der Entwicklungsursachen ist die nach der Zeit der Entstehung und nach der Lokalisation der Anlagen, die bei der Entwicklung sich manifestieren. Anlage bedeutet hier nicht das gleiche wie die Erbanlagen oder die Gene, sondern wir verstehen darunter jedes als gesonderte Gruppe erkennbare oder doch vorstellbare System von Teilchen, welches vermöge besonderer struktureller oder energetischer Eigentümlichkeiten einen bestimmten Teil des ausgebildeten Zustandes hervorzubringen vermag. Die Anlagen in diesem Sinne kann man gegenüber den Genen auch als innere Bedingungen (Klebs) bezeichnen. Da das befruchtete Ei der Ausgangspunkt der Formbildung des ausgebildeten Tieres ist, so muß sich naturgemäß jedes Teilsystem des ausgebildeten Tieres auf irgendeinen bewirkenden Faktor im befruchteten Ei (letztlich die Gene selbst) zurückführen lassen, der sich im Auftreten einer „Anlage" manifestiert. Die nächstliegende Frage lautet nun: ist bereits im befruchteten Ei für jede bestimmte Bildung des entwickelten Zustandes eine bestimmte, als gesondertes System zu betrachtende und auf bestimmten Strukturen oder energetischen Konstellationen beruhende Anlage vorhanden oder bildet sich eine solche erst im weiteren Verlauf der Entwicklung? Im letzten Falle wäre es „wirklich Produktion von Mannigfaltigkeiten", im ersteren nur ein „Wahrnehmbarwerden" von bereits vorhandener, nur zunächst nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit.

Auf diese Frage wurden schon in der Biologie des 18. Jahrhunderts zwei voneinander grundverschiedene Antworten gegeben, die durch das Begriffspaar Präformation oder Evolution und Epigenese charakterisiert sind. Die Evulotions- oder Präformationstheorie vertrat die Auffassung, die Entwicklung sei nur die Entfaltung bereits vorhandener Teilchen, welche bereits in der Ei- resp. Samenzelle vorhanden und nur wegen ihrer geringen Dimensionen und Undurchsichtigkeit unerkennbar seien (Haller, Bonnet usw.). „Es gibt kein Werden, alle Teile sind im Ei bereits vorhanden und von Anfang an geschaffen". Doch hat schon Casp. F. Wolf (1759) auf Grund der genauen Beobachtung der Hühnchenentwicklung gezeigt, daß diese alte Form der Evulotionstheorie nicht zutreffen kann; er ist der Vater der Theorie der Epigenesis, nach welcher der Keim anfangs nur einen gewissermaßen unorganisierten Stoff darstellt, aus dem die Organe des Embryos nach und nach tatsächlich sich nicht „entwickeln", sondern neu bilden.

Nachdem die Theorie der Epigenesis bis in die letzten Jahrzehnte des vorigen Jahrhunderts ausschließlich die Vorstellungen über das Entwicklungsgeschehen beherrscht hat, war man auf Grund von Beobachtungen über die sogenannten „organbildenden Keimbezirke" (His) in den frühen Entwicklungsstadien und vor allem auch auf Grund von theoretischen Vorstellungen über die Vererbungserscheinungen (Weismann) vielfach wieder zu evolutionistischen Vorstellungen zurückgekehrt, die im Gegensatz zu der älteren als Neoevolutionismus bezeichnet werden.

Daß die künftigen Organe in ihrer spezifischen Form bereits im

Ei vorhanden seien und die Entwicklung nur ein Größer-, und daher Sichtbarwerden von Gebilden sei, die schon vorher in der definitiven Form en miniature vorhanden waren, diese Ansicht vertritt natürlich heute kein Anhänger des Neoevolutionismus. Andererseits kann aber nicht bezweifelt werden, daß in irgendeiner Weise im befruchteten Ei die Anlagen, die Potenzen für die späteren Bildungen des entwickelten Zustandes bereits gegeben sind. Enthält doch der Keim in sich bereits die spezifischen Ursachen seiner späteren Formenmannigfaltigkeit, und wenn auch von außen Energien zugeführt werden, so haben dieselben doch keinen Einfluß auf das spezifische Resultat, sondern diese Kräfte dienen nur als Mittel (Driesch) oder indifferente Ursachen, Vorbedingungen (Roux).

Das erkennen auch die Anhänger einer epigenetischen Theorie der Entwicklung an, und so hat man diese geläuterte Auffassung als Neoepigenesis bezeichnet.

Präformation ist also im wesentlichen gesetzmäßige Verteilung und Aktivierung der im befruchteten Ei bereits vorhandenen bewirkenden Faktoren, des Anlagenmaterials. Den einzelnen Teilen und Teilsystemen kommt nach dieser Annahme von Anfang an eine große Selbständigkeit zu. Die Entwicklung ist im wesentlichen Selbstdifferenzierung (Roux), das ist die Veränderung eines abgegrenzten oder abgegrenzt gedachten Systems oder Teilsystems, deren spezifische Ursachen im System selbst liegen. „Der Gesamtembryo besteht aus einzelnen Teilen, die sich unabhängig von einander weiterbilden. Die Entwicklung ist Mosaikarbeit“ (Heider).

Nach epigenetischer Auffassung ist die Entwicklung neuer Anlagen und Bildungen im wesentlichen durch ein Zusammenwirken der verschiedenen Teile des Eies oder der verschiedenen Zellen und Organe der Entwicklungsstadien bedingt. Die Wirkung einzelner Teile des Keimes aufeinander und des ganzen Embryos auf einzelne Teile sind danach in erster Linie bestimmend für die auftretenden Formbildungen und Neudifferenzierungen. Die Entwicklung der Teilsysteme ist abhängige Differenzierung (Roux).

Im Anschluß hieran soll noch ein Begriffspaar erörtert werden, das Driesch eingeführt hat, die Begriffe prospektive Bedeutung und prospektive Potenz. Unter prospektiver Bedeutung eines Teiles des Embryos wird das wirkliche Schicksal desselben und seiner Abkömmlinge verstanden, also das, was normalerweise wird; unter prospektiver Potenz dagegen das mögliche Schicksal, also das, was unter irgendwelchen Bedingungen daraus werden kann. Die beiden Begriffe decken sich bis zu einem gewissen Grade mit den uns aus der Vererbungslehre bekannten Begriffen Genotypus und Phänotypus. Für das Determinationsproblem ist es natürlich von größter Bedeutung, ob die prospektive Bedeutung einer Furchungszelle oder eines Eibezirkes kongruent ist mit ihrer prospektiven Potenz, oder ob letztere weiter ist als die erste. Von vornherein ist natürlich beides denkbar. Im ersten Falle hätten wir vorwiegend evolutionistische Entwicklung, die Entwicklung trägt in diesem Falle Mosaikcharakter; der letzte Fall, wenn bei geänderten Bedingungen das Schicksal der einzelnen Teile auch ein anderes sein kann, also aus bestimmten Keimbezirken ganz andere Organanlagen hervorgehen als bei normaler Entwicklung, setzt dagegen einen epigenetischen Charakter der Entwicklung voraus. Bestimmte Teile eines Keimes erfahren in diesem Falle eine andere Ver-

wendung und müssen demnach vorher indifferent gewesen sein oder durch abnorme Verhältnisse eine Umdifferenzierung oder Umdeterminierung erfahren. Hier macht sich dann der Einfluß der anderen Umgebung, also einer abgeänderten Konstellation der übrigen Teile des Keimes sowie des Ganzen auf die einzelnen Teile geltend, so daß trotzdem ein normaler Organismus entstehen kann; man bezeichnet dann diese Vorgänge als Regulationen.

c) Kausalanalyse des Determinationsproblems.

Dieser ganze Komplex von Fragen kann nicht durch die einfache Beschreibung der Entwicklungsvorgänge beantwortet werden, eine Entscheidung in diesen Fragen ist nur durch planmäßig angestellte Experimente möglich, die, wie wir im folgenden erfahren, in verschiedener Weise angestellt werden können. Bei den Versuchen hat sich herausgestellt, daß es zwei Typen von Keimen gibt, die anfangs in schroffem Gegensatz zueinander zu stehen schienen, von denen aber die weitere Forschung gezeigt hat, daß sie durch allerhand Übergänge miteinander verknüpft sind. Man unterscheidet die beiden Typen mit Heider treffend als Regulationseier und Mosaikeier.

1. Regulationseier.

Wir wollen diesen Typ an den beiden best bearbeiteten Beispielen, den Seeigel- und den Molchkeimen näher kennen lernen und beginnen mit den Seeigeleiern.

Oben wurde mitgeteilt, daß im ungeteilten Seeigelei bestimmte Bezirke erkennbar sind, die im späteren Verlauf der Entwicklung bestimmte Organe aus sich hervorgehen lassen. Trotz dieser unzweifelhaften, sichtbaren mosaikartigen Aufteilung der Blastomeren der Seeigelkeime sind sie, wie die experimentellen Untersuchungen vor allem von

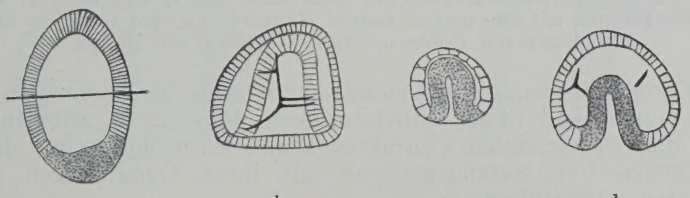


Abb. 459. *Echinocyanus pusillus.* a Blastula; der Querstrich zeigt die Art der Durchschneidung; b normale Gastrula aus der vegetativen Blastulahälfte nach Durchschneidung; c u. d Gastrula aus einer animalen Keimhälfte nach Lithiumbehandlung. Nach v. Ubisch.

Driesch gezeigt haben, in weitgehendem Maße regulationsfähig. Man kann die einzelnen Blastomeren der Seeigelkeime auf den verschiedenen Stadien isolieren, voneinander trennen; und diese Versuche ergaben folgende Resultate. $^1/_2$ und $^1/_4$ Blastomeren entwickeln sich zu normalen, nur verkleinerten Gastrulen. Auf dem 8- resp. 16-Zellstadium verhalten sich die Blastomeren des animalen und vegetativen Pols verschieden, indem letztere alle gastrulieren, erstere dagegen nur zum geringsten Teil. Die neuen Durchschneidungsversuche v. Ubischs an den Blastulen des Seeigels *Echinocyanus pusillus* bekräftigen die älteren Versuche von Driesch und Boveri. Nach äquatorialer Durchschneidung der Blastulen entwickeln sich nur die vegetativen Hälften zu Gastrulen

(Abb. 459 b), die animalen dagegen bilden nur Blastulen. Es kann also das Entoderm der vegetativen Hälfte noch in Ektoderm umgewandelt werden, nicht aber umgekehrt das Ektoderm der animalen Hälfte in Entoderm. Aber auch dieses Resultat ist noch nicht endgültig. Denn Versuche von Herbst und v. Ubisch haben gezeigt, daß auch die animalen Zellen noch imstande sind, Entoderm zu liefern. Durch Zusatz von Lithiumsalzen zum Seewasser wird nämlich, wie Herbst gefunden hat, der entodermale Bereich der Seeigelkeime auf Kosten des ektodermalen vergrößert (siehe S. 607), also ektodermale Bezirke in Entoderm verwandelt. v. Ubisch behandelte nun Echinidenkeime mit Lithium und zerlegte sie dann auf dem Blastulastadium in die animale und vegetative Hälfte. Während ohne Lithiumbehandlung, wie oben erwähnt, nur die vegetativen Hälften gastrulieren können (Abb. 459 b), waren unter den mit Lithium behandelten Keimhälften alle Übergänge vorhanden von sogenannten Mesenchymblastulen bis zu normalen Gastrulen (Abb. 459 c). Durch die Lithiumbehandlung wird also

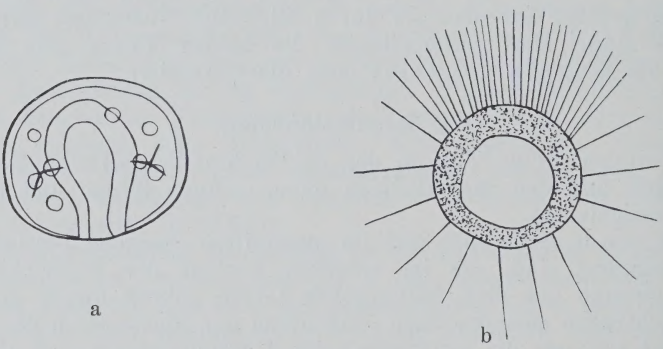


Abb. 460. a *Echinus*-Gastrula aus einer Makromere des 16-Zellstadiums; b ruhende langlebende Blastula mit sehr langen, starren Wimpern aus einer Mesomere des 16-Zellstadiums von *Echinus*. Nach Driesch aus Herbst.

eine „Entodermisierung" ektodermaler Bezirke der animalen Keimhälften erzielt, und dieser entodermisierte Bereich ist selbständig imstande, den entodermalen Charakter anzunehmen und sogar die entomesodermalen Formbildungsprozesse mit ihren Umbildungen und die Gastrulation auszuführen.

Die Entfernung der Mikromeren des 16-Zellstadiums, aus denen normalerweise die Skelettbildner hervorgehen, bewirkt keinen Ausfall der Skelettbildung. Die Makromeren besitzen demnach auch noch die Potenzen der Mikromeren. Das ergibt sich noch deutlicher daraus, daß einzelne isolierte Makromeren des 16-Zellstadiums normale, nur verkleinerte Gastrulen zu liefern vermögen (Abb. 460 a). Die Mikromeren und die animalen Zellen sind dagegen dazu nicht imstande (Abb. 460 b).

Trotz der weitgehenden mosaikartigen Verteilung der Eibezirke und der entlang der Achse hinsichtlich der Einstülpungsfähigkeit bestehenden Differenz sind demnach die Seeigeleier hochgradig regulierbar, wie die mitgeteilten Versuche gezeigt haben.

Auch die Eier der Molche sind, wie vor allem aus den Versuchen von Spemann und seinen Schülern hervorgeht, als Regulationseier anzusehen, wenn auch diese Versuche andererseits eine sehr frühzeitige Determinierung bestimmter Keimbezirke erwiesen haben. Trennt

man durch Schnürung im Zweizellstadium die beiden Zellen voneinander, so erhält man entweder zwei vollständige halbgroße Embryonen oder aber einen normalen Embryo und ein Bauchstück ohne Achsenorgane (Abb. 461). Dieselben Resultate liefern Durchschnürungen im Blastulastadium. Die zwei verschiedenen Resultate bei diesen Schnürungsversuchen sind darauf zurückzuführen, daß im ersten Falle die Eier annähernd median in zwei einander gleiche Hälften, im letzten frontal in eine dorsale und ventrale Hälfte durchschnürt wurden. Nur

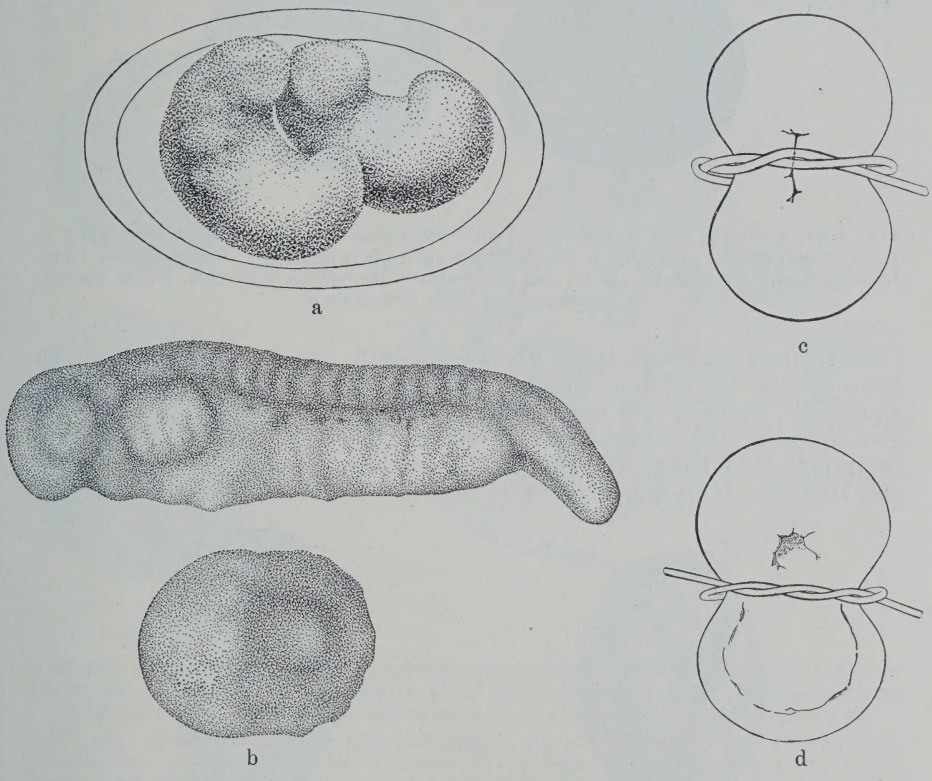


Abb. 461. a Zwillinge innerhalb der Eikapsel aus einem median durchschnürten *Triton*-Ei entstanden; c und d Schemata zur Veranschaulichung von frontaler (c) und medianer (b) Schnürung von *Triton*-Keimen bei beginnender Gastrulation; b Embryo und Bauchstück, entstanden nach starker frontaler Einschnürung kurz nach der Befruchtung. Nach Spemann.

die dorsale Hälfte enthält alle Potenzen. Im zweiten Falle besitzt also die eine (ventrale) Blastomere, resp. die eine Blastulahälfte nicht alle Potenzen, es fehlen die Faktoren, die zur Bildung der Achsenorgane notwendig sind. Da aber die eine Blastomere (resp. Blastulahälfte) normale Embryonen liefert, im ersten Fall sogar beide, so sind auch beim Tritonei die Potenzen der Keimbezirke noch vielseitigere, da das zur Verfügung stehende Zellmaterial ja eine ganz andere Verwendung fand als in der normalen Entwicklung.

Spemann konnte nun mit seinen Schülern durch eine sehr sinnreiche Methode, nämlich durch Verpflanzung kleiner Stückchen der

Keime in andere Keimregionen genauer die Potenzen feststellen. Ein Ektodermbezirk, der zu Beginn der Gastrulation in einiger Entfernung über dem Urmund sich befindet, wird im Laufe der normalen Entwicklung zu einem bestimmten Teil der Medullarplatte (später des Gehirns, daher auch „präsumptives Gehirn"). Ein weiter vorn gelegener Ektodermbezirk wird dagegen zu einem bestimmten Stück der Epidermis

a b

Abb. 462. a und b zwei Keime von *Triton taeniatus* zu Beginn der Gastrulation in der Symmetrieebene gesehen. a gegenüber b nach oben gedreht. Kleine Stücke Ektoderm (präsumptive Medullarplatte) und präsumptive Mesodermis zwischen beiden Keimen ausgetauscht. Nach Spemann.

(„präsumptive Epidermis"). Vertauscht man nun an zwei Keimen zu Beginn der Gastrulation präsumptive Medullarplatte mit präsumptiver Epidermis, so zeigt sich nach vollendeter Gastrulation, daß beide Transplantate sich ortsgemäß entwickeln können (Abb. 462 u. 463). Präsumptive Medullarplatte ist zur Epidermis, präsumptive Epidermis zur Medullarplatte geworden. Das ektodermale Material ist also zu Be-

a b

Abb. 463. Zwei Keime mit ausgetauschtem Ektoderm später im Neurulastadium. Der eine (a) zeigt vorne in der Medullarplatte ein helles Stück präsumptiver Epidermis, der andere (b) vorne in der Epidermis eine dunkle präsumptive Medullarplatte; beide entwickeln sich ortsgemäß weiter, die präsumptive Epidermis zur Medullarplatte, die präsumptive Medullarplatte zur Epidermis. Nach Spemann.

ginn der Gastrulation noch indifferent oder umstimmbar. Es hat sozusagen noch die Wahl zwischen der Bildung zur Medullarplatte und Epidermis. Sein wirkliches Schicksal wird durch irgendeinen örtlichen Einfluß bestimmt. Dieser Austausch läßt sich auch zwischen den Materialien der verschiedenen präsumptiven Keimblätter durchführen (O. Mangold). Verpflanzt man präsumptives Ektoderm (etwa prä-

sumptive Medullarplatte oder präsumptive Kopfepidermis) in den Dotterpfropf der frühen Gastrula, so wandert es mit den Gastrulationsbewegungen ins Innere und wird im Bereich der Vorniere zu Vorniere, im Bereich der Urwirbel zu Urwirbel. — Auffallend ist jedoch bei diesen Transplantationen, daß präsumptives Ektoderm der frühen Gastrula sich anders verhält als Ektoderm der Gastrula mit geschlossenem Urmund, wenngleich beide die dem Ort entsprechenden Organe bilden. Das erstere fügt sich nämlich den implantierten Formbildungsprozessen nie, das letztere stets harmonisch ein. Dies findet eine durchaus befriedigende Erklärung in der Annahme, daß das verpflanzte Material der frühen

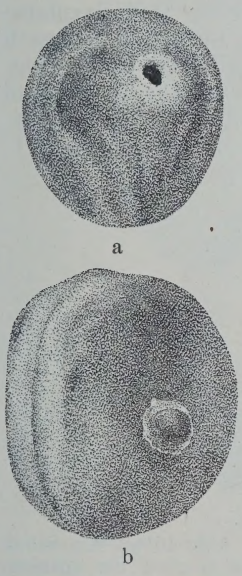


Abb. 464.

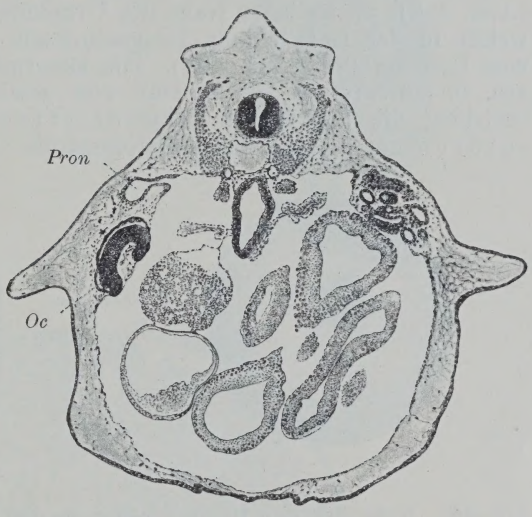


Abb. 465.

Abb. 464. Zwei Keime der Unke (*Bombinator pachypus*). Rechts vorne aus der Medullarplatte ein kleines Stück präsumptives Hirn und Auge entnommen (a) einem anderen gleichalten Keim in die Haut der rechten Seite gepflanzt (b). Nach Spemann.

Abb. 465. Querschnitte durch eine Kaulquappe, die aus dem Keim der Abb. 463b entstanden ist. In der Höhe der Vorniere (*Pron*) liegt in der Leibeswand ein Augenbecher mit Retina und Tapetum nigrum (*Oc*); die Papille ohne Linse der Leibeshöhle zugekehrt. Er ist neben einem Stück Hirn aus dem verpflanzten Stück Medullarplatte entstanden. Nach Spemann.

Gastrula die Vorgänge, welche es zur Durchführung benötigt, unabhängig von seiner neuen Umgebung durchführt, daß die Gastrulationsvorgänge determiniert sind. Mit dieser Determination sind jedoch die Fähigkeiten des Materials, später erfolgende Vorgänge, z. B. Urwirbel-, Vornierenbildung durchzuführen, nicht beschränkt.

Wenn man den oben geschilderten Versuch in einem späteren Stadium ausführt, etwa nach dem Sichtbarwerden der Medullarplatte, so erhält man andere Ergebnisse. Ein Stück präsumptive Epidermis in den Bereich der Medullarplatte eingesetzt, wird auch am neuen Ort zu Epidermis, ein Stück Medullarplatte in den Bereich der Epidermis verpflanzt, entwickelt sich auch dort zu Gehirn und zwar zu dem Teil des Gehirns, welchem das verpflanzte Stück entspricht, also z. B. zu einem Stück

Vorderhirn und Augenbecher (Abb. 464 und 465). Das Material für Hirn und Epidermis ist also in diesem Entwicklungsstadium zu seinem späteren Schicksal endgültig determiniert und zu selbständiger Weiterentwicklung (Selbstdifferenzierung) befähigt.

Aber auch auf früheren Stadien, wie dem der beginnenden Gastrulation, können gewisse Bezirke des Keimes bereits determiniert sein; sie entwickeln sich, an andere Stellen transplantiert oder verpflanzt, nicht ortsgemäß, sondern herkunftsgemäß weiter. So wird ein Stückchen Ektoderm in einiger Entfernung über dem Urmundrand entnommen und in die präsumptive Bauchepidermis eines anderen Keimes verpflanzt, nicht zu Epidermis, sondern zu einer zweiten Medullarplatte (Abb. 466). In nächster Nähe des Urmundes ist das Ektoderm demnach weiter in der Entwicklung fortgeschritten, als in größerer Entfernung vom Urmund (vgl. Abb. 463). Die Determination scheint vom Urmund aus fortzuschreiten; es scheint von gewissen hier gelegenen Keimbezirken, die Spemann Organisationszentren oder Organisatoren nennt, ein Determinationsstrom sich auszubreiten.

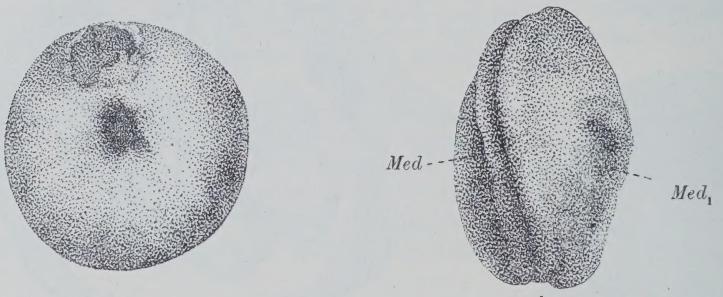


Abb. 466. Nahe über dem Urmund näher als dem Keim der Abb. 461a. Ein Stück herausgenommen und einem anderen gleichalten Keim in die Gegend der späteren Epidermis verpflanzt. Dort (b) entwickelt es sich neben dem Normalen (*Med*) zu einem kleinen überzähligen Medullarrohr (Med_1). Nach Spemann.

Diese Auffassung haben weitere Versuche mit der Transplantationsmethode in auffallendem Maße bestätigt. Neben der sogenannten homoplastischen Transplantation (zwischen Keimen derselben *Triton*-art) erwies sich dabei die heteroplastische Transplantation zwischen Keimen verschiedener Arten als besonders vorteilhaft und aufschlußreich. Das Schicksal und die Wirkung der Transplantate läßt sich nämlich infolge der anderen Zellbeschaffenheit, die trotz der völligen harmonischen Einbeziehung der transplantierten Zellen in die Organe des Wirtes streng gewahrt bleibt (Chimärenbildung), in dem Wirtskörper mit aller Deutlichkeit verfolgen.

Planmäßige Versuche mittels dieser Methoden haben ergeben, daß tatsächlich Organisationszentren, Organisatoren existieren, Keimbezirke, die imstande sind, bestimmte Entwicklungsprozesse hervorzurufen und zwar an Stellen, an denen diese normalerweise nicht auftreten, sobald nämlich ein solcher Organisator an eine derartige Stelle verpflanzt wird. Die Versuche haben zugleich nun über die räumliche Ausdehnung und Lokalisation, teilweise auch über das zeitliche Auftreten, sowie die Art der Wirkung der „Organisatoren“ weitgehende Aufschlüsse erbracht. So hat die heteroplastische Transplantation zwischen

Triton cristatus und *taeniatus* das Resultat ergeben, daß bei Transplantation von oberem Urmundlippenmaterial in die präsumptive Bauchhaut ein zweites Achsensystem zur Entwicklung gelangte, bestehend aus Medullarplatte, Chorda, Urwirbel und Darmdach, das größtenteils vom Wirt und nur zum geringsten Teil von Implantat aufgebaut wird (Abb. 467 u. 486). Ja die organisierende Wirkung von Material aus dem Bereich der oberen Urmundlippe läßt sich nicht nur in anderen *Triton*-Arten nachweisen, sondern es wirkt auch der Organisator eines

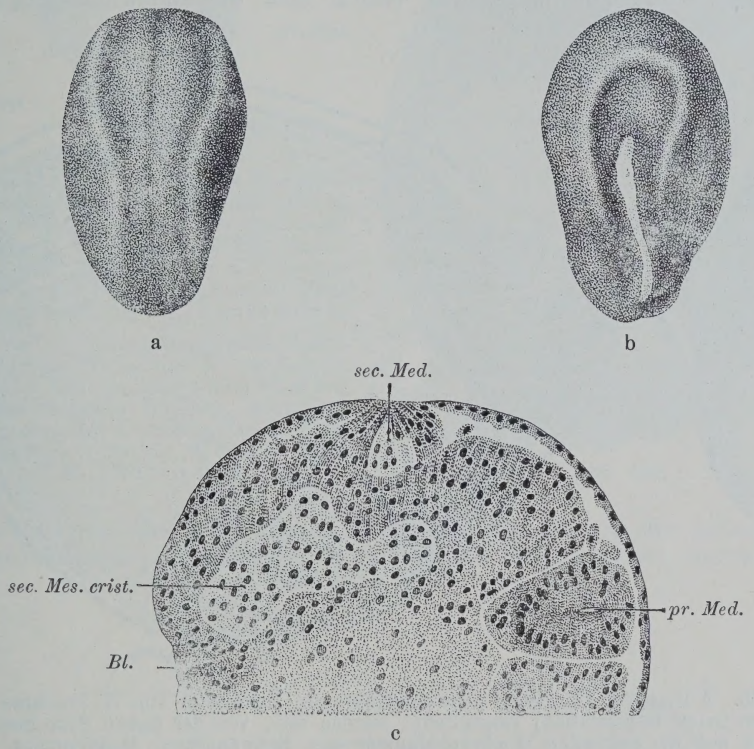


Abb. 467. a und b Keim von *Triton taeniatus* im Neurulastadium mit primärer und sekundärer Medullarplatte, dem das Explantat des *Tr. cristatus* (präsumptive Medullarplatte) auf der rechten Seite eingepflanzt worden war. In der Mitte der sekundären Medullarplatte lang ausgezogen das helle *Cristatus*-Implantat (b). Vergr. 20fach; c Querschnitt durch denselben im Bereich des Urmundes (*Bl.*). *pr. Med.* primäres Medullarrohr, *sec. Med.* sekundäres Medullarrohr. Implantat (hell) mit einigen Zellen im sekundären Medullarrohr, mit der Hauptmasse im Mesoderm (*sec. Mes. crist.*). Vergr. 100fach. Nach Spemann und H. Mangold.

Anurenkeimes im *Triton*-Keim (xenoplastische Transplantation) (Geinitz). Andere Versuche haben gezeigt, daß das Urdarmdach für die Induktion verantwortlich zu machen ist. Wenn man nämlich die beiden in geringer Entfernung vom Urmund übereinanderliegenden Schichten, Urdarmdach und präsumptive Medullarplatte, gesondert in zwei verschiedene Keime überpflanzt, so induziert nur die innere Schicht, das Urdarmdach (Marx).

Was die räumliche Ausdehnung des induktionsfähigen Bezirkes bei beginnender Gastrulation anlangt, so haben systematische Versuche

von Bautzmann ergeben, daß der ganze über dem Urmund liegende Keimquadrant als Organisationszentrum in anderer Umgebung (in Bauchhaut und in der Furchungshöhle von späteren Gastrulastadien, von wo aus die Organisatoren zwischen Ektoderm und Mesoderm geraten) induktionsbefähigt ist und sekundäre Achsenorgane (Medullarplatte usw.) zur Ausbildung zu bringen vermag. Es ist das der Bezirk, der, wie Versuche von Vogt mit vitaler Farbmarkierung gezeigt haben, mit den späteren Einstülpungsgrenzen zusammenfällt, zum Dach des Urdarmes wird. Dieses Material besitzt aber die Induktionsfähigkeit

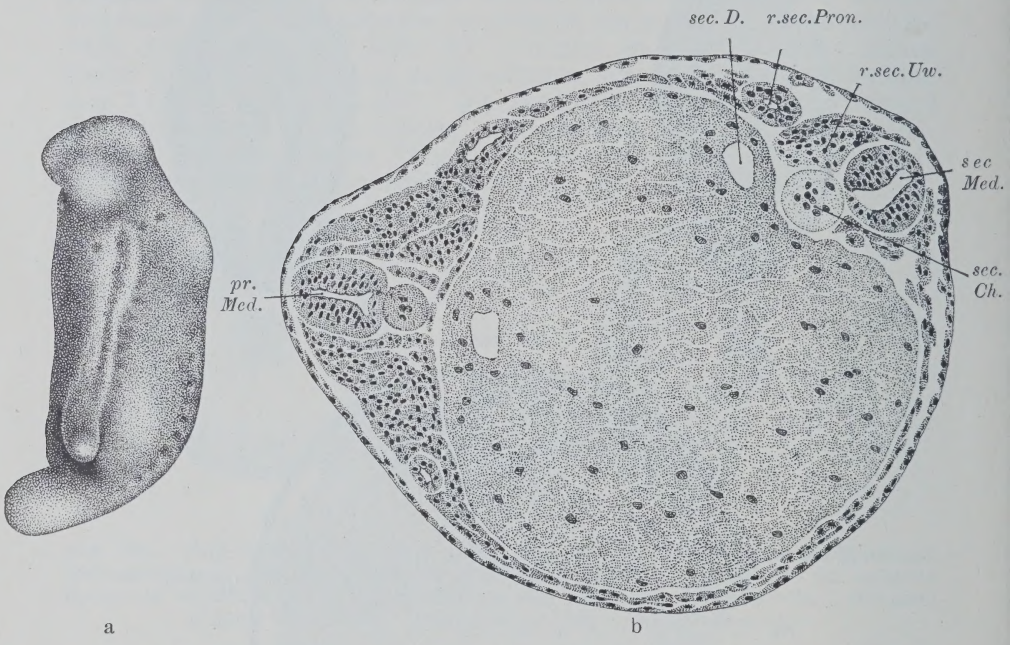


Abb. 468. a Embryo von *Triton taeniatus*, dem ein Organisator von *Tr. cristatus* (bei vorgeschrittener Gastrulation) eingepflanzt worden war; von der linken Seite gesehen. Aufsicht auf die sekundäre Embryonalanlage mit Schwänzchen, Medullarrohr, Urwirbeln und Hörblasen. Vergr. 20×; b Querschnitt durch denselben in der Höhe der Vorniere. Links die primären, rechts die sekundären Achsenorgane. *r.sec.Pron.* rechter sekundärer Vornierendarm, *sec.D.* sekundärer Darm, *r.sec.Uw.* rechter sekundärer Urwirbel, Implantat hell als Chorda und im rechten sekundären Urwirbel. Vergr. 100fach. Nach Spemann und H. Mangold.

bereits, wenn es noch nicht eingestülpt ist. Ja Bautzmann konnte zeigen, daß auch schon im Blastulastadium ein Anteil des Randzonenmaterials eine Medullarplatte zu induzieren vermag (Abb. 469 u. 470).

Der Umstand, daß die Schnürung des Tritoneies im Zweizellenstadium entweder zwei ganze normale Embryonen oder nur einen (aus der animalen Blastomere) liefert (s. S. 579, Abb. 461), rechtfertigt wohl den Schluß, daß schon im ungefurchten Ei, zum mindesten aber im Zweizellenstadium, der Organisatorbezirk ausgebildet ist. Zu dem gleichen Schluß führen die Experimente von O. Mangold, bei denen zwei verschiedene Tritonkeime im Zweizellstadium durch kreuzförmiges Übereinanderlegen zur Verschmelzung gebracht wurden. Der-

artige verschmolzene Keime ergaben teils normale Riesenembryonen, teils solche mit zwei oder drei Medullarplatten (Abb. 474). Die

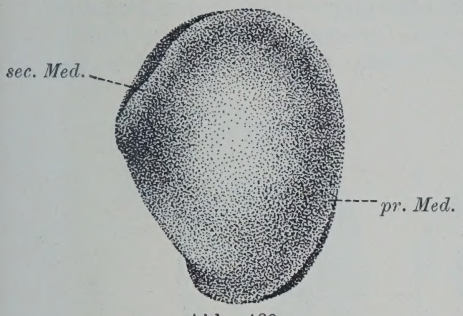


Abb. 469.

Abb. 469. Keim von *Triton taeniatus* mit sekundärer Embryonalanlage durch Blastularandzonenmaterial induziert. Keim von links gesehen. Die sekundären Medullarwülste (*sec. Med.*) gehen vorne in die primären (*pr. Med.*) über. Vergr. 20fach. Nach H. Bautzmann.

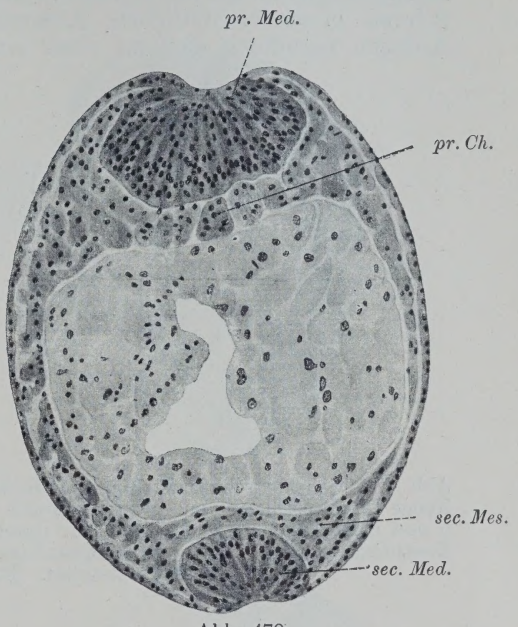


Abb. 470.

Abb. 470. *Triton*-Querschnitt durch das vordere Drittel des *Triton*-Keimes der Abb. 469. *pr. Ch.* primäre Chorda, *pr. Med.* primäre, *sec. Med.* sekundäre Medullarplatte, *sec. Mes.* sekundäres Mesenchym. Vergr. 65fach. Nach H. Bautzmann.

verschiedenen Resultate hängen offenbar davon ab, wie die Achsen der verschmelzenden Keime zur 1. Teilungsfurche orientiert waren. Bei

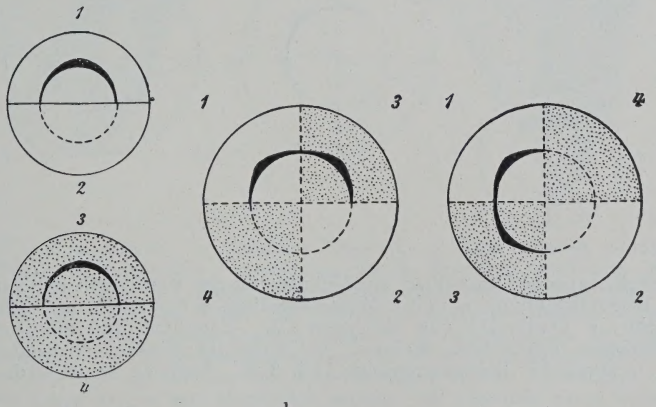


Abb. 471. Schematische Darstellung zur Erläuterung der Verschmelzung zweier *Triton*-Keime im Zweizellstadium. a zwei Normalkeime, die erste Furche frontal; b und c zwei Doppelkeime nach Typus I. Blastomerenfolge 1, 3, 2, 4 und 1, 4, 2, 3 ergeben dieselben Lagebeziehungen der verschmolzenen Keime. Nach O. Mangold.

annähernd frontalem Verlauf der ersten Furchungsteilung in beiden Keimen werden die Achsen annähernd gleich gerichtet und gleich

orientiert bei der Verschmelzung zusammenkommen. Typus I (Abb. 471). Da in diesem Fall in die dorsalen Blastomeren der Organisatorbezirk zu liegen gekommen ist, so können die beiden gleich orientierten Organisatoren einen einheitlichen Riesenembryo erzeugen. Zwei getrennte Anlagen regulieren sich zu einer einheitlichen (Abb. 474 b). Die be-

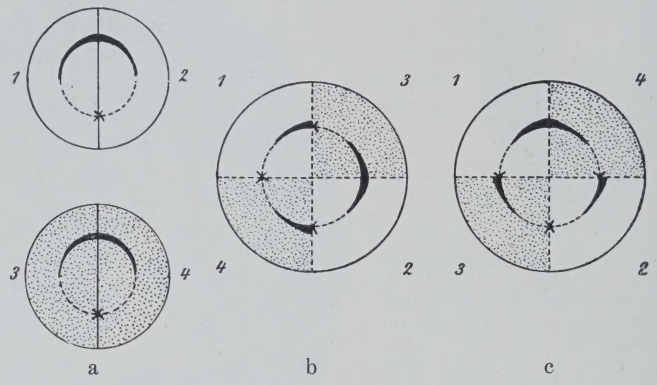


Abb. 472. Schematische Darstellung zur Erläuterung der Verschmelzung zweier *Triton*-Keime im Zweizellstadium. a zwei normale Keime, erste Furche bei beiden median: b und c Doppelkeime nach Typus II, durch Verschmelzung zwei median gefurchter Zweizellstadien entstanden. Blastomerenfolge 1, 3, 2, 4 (b) und 1, 4, 2, 3 (c) ergeben dasselbe Resultat. Nach O. Mangold.

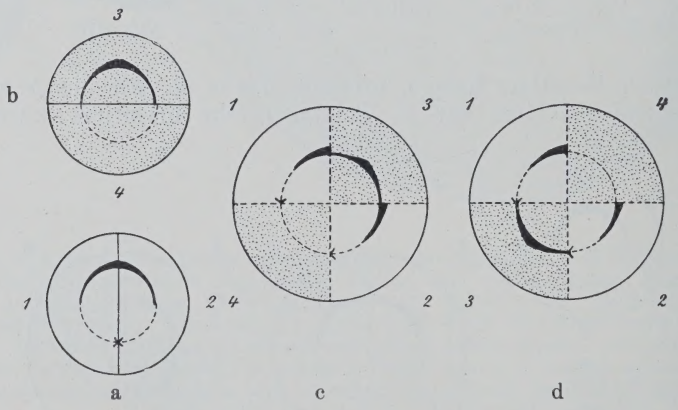


Abb. 473. Schematische Darstellung zur Erläuterung der Verschmelzung zweier *Triton*-Keime im Zweizellstadium. a und b Zweizellstadien, a mit medianer, b mit frontaler erster Furche; c Typus III und d Typus IV. Verschmelzung eines median und frontal gefurchten zweizelligen Keimes. c Typus III Blastomerenfolge 1, 3, 2, 4: d Typus IV Blastomerenfolge 1, 4, 2, 3. Nach O. Mangold.

treffenden ganzen Eier liefern in diesem Falle weniger, als sie bei normaler Entwicklung gebildet hätten. Hat bei beiden Ausgangskeimen die erste Furche dagegen annähernd median eingeschnitten, so werden die Organisatoren in zwei Teile zerlegt, und nach Überkreuzung entstehen Keime mit drei getrennten Organisationsbezirken, wie das Schema Abb. 472 ohne weiteres erkennen läßt (Typus II). Da auch Teile des Organisationsbereiches Medullarplatten und Achsenplatten zu bilden

vermögen, so müssen hieraus Embryonen mit drei Medullarplatten entstehen (Abb. 474 d, 475). Wenn dagegen bei dem einen Keim die erste Furchung annähernd frontal, die zweite annähernd median erfolgt

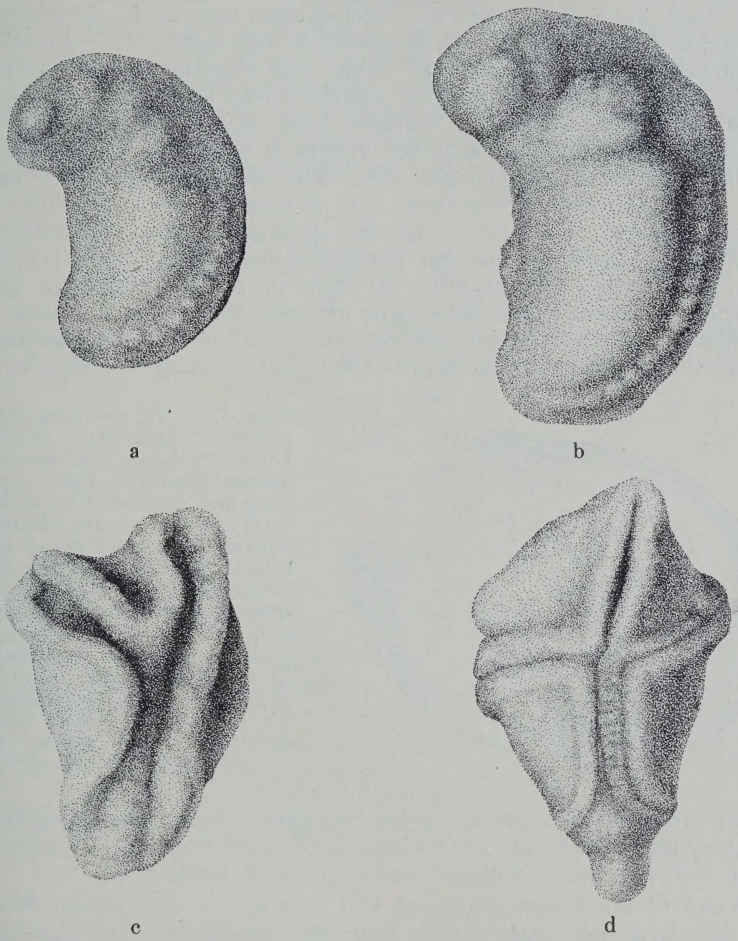


Abb. 474. *Triton taeniatus.* a Normaler Embryo. b Riesenembryo gleichen Alters mit einheitlichem Achsensystem, entstanden durch Kreuzverschmelzung im 2-Zellstadium (Typus 3). Alter $3^1/_2$ Tage. Augenblasen, Urwirbel, Kiemen- und Vornierenwülste sind entsprechend der Größe des Keimes in normalen Relationen vorhanden. c Riesenembryo mit zwei nebeneinander liegenden Achsensystemen als Resultat der Kreuzverschmelzung im 2-Zellstadium (Typus 1). Von den beiden Medullarplatten sind im hinteren Teile des Keimes die außenständigen Wülste aufgefaltet. After einheitlich. (Der Keim bildete eine Duplicitas anterior, die Chorden waren während ihres ganzen Verlaufs doppelt, das Lumen der Medullarrohre im hinteren Teile des Keimes einheitlich. Das hintere einheitliche Darmlumen gabelt sich.) Alter $2^1/_2$ Tage. d Riesenembryo mit 3 Achsensystemen, von denen auf der Mitte des Keimes die beiden außenständigen im Winkel von 90° nach der Seite abbiegen, als Resultat der Kreuzverschmelzung im 2-Zellenstadium (Typus 3). Im hinteren Keimende ist ein kleiner Auswuchs vorhanden. Links von dem Auswuchs verläuft die Rinne des linken Medullarrohres, rechts die des mittleren und des rechten Rohres zum gemeinsamen After auf der Rückseite des Keimes. Alter 3 Tage. Vergr. 30fach. Original von Mangold und Seidel.

war, so sind die beiden Möglichkeiten gegeben, die in der Abb. 473 schematisch dargestellt sind: entweder ein einheitlicher Embryo, hervorgegangen aus der Verschmelzung eines ganzen und zweier Teile von Organisationszentren oder drei getrennte Organisationsbezirke, ein ganzer und zwei Teile, woraus Embryonen mit drei Achsenorganen hervorgehen. Natürlich ist die Möglichkeit vorhanden, daß überall dort, wo annähernd gleich gerichtete Teile von Organisatoren zusammentreffen, neben Einheitsbildungen durch Zwischentreten indifferenten Eimaterials auch mehrfache Anlagen von Medullarplatten zur Ausbildung gelangen können, also bei Typus I zwei, bei Typus III zwei oder drei und bei Typus II sogar vier. Alle Kombinationen sind in noch nicht veröffentlichten Versuchen von Mangold und Seidel nachgewiesen worden; sie traten bei der homoplastischen Verschmelzung (*taeniatus* + *taeniatus*) und bei der heteroplastischen (*alpestris* + *taeniatus*) in gleicher Weise auf. Da also in diesen Versuchen sowohl einheitliche normale Riesenembryonen als auch solche mit 2, 3 und 4 Medullarplatten zustande kamen, so ergibt sich daraus, daß im ungefurchten Ei resp. im Zweizellstadium bereits Organisationsbezirke vorhanden sind

Abb. 475. *Tr. taeniatus* und *Tr. alpestris*. Querschnitt durch eine Dreifachbildung, die als Resultat heteroplastischer Kreuzverschmelzung im Zweizellstadium entstanden ist (Typus 4). *Alpestris*-Material ist dunkel, *taeniatus*-Material hell gehalten. An der Verteilung des Materials (in 4 Sektoren) ist die ursprüngliche Anordnung des Materials während des Verschmelzungsaktes noch zu erkennen. Im Entoderm ist die Materialverteilung nicht eingezeichnet. Alter des Keimes $3^1/_4$ Tage. Die drei Achsen sind voll entwickelt. Vergr. 50fach. Original von Mangold und Seidel.

und daß einerseits zwei vorher getrennte ganze Organisationsbezirke sich zu einer einheitlichen, als auch andererseits getrennte Teile von Organisatoren sich zu ganzen Anlagen umzuregulieren vermögen.

Wenn so die Untersuchungen von Spemann und seinen Schülern über das Vorhandensein sowie über die räumliche Ausdehnung des Organisationszentrums und die Dauer ihrer Wirksamkeit in den Tritonkeimen weitgehende Aufschlüsse erbracht haben, so lassen sie über das Wie der Induktion bisher noch keine näheren Aussagen zu. Man kann nur aus den Ergebnissen bei xenoplastischer Transplantation (zwischen verschiedenen Gattungen) den Schluß ziehen, daß die formbildenden Wirkungen, die vom Organisator ausgehen, nicht spezifisch sind. Die Art der Ausbreitung der Determination von den Organisatoren legt den Gedanken nahe, daß irgendein bestimmter Stoff produziert und weitergeleitet wird, der induzierend auf das andere Material wirkt. Ob das aber tatsächlich der Fall ist, wissen wir zurzeit noch nicht. Noch viel weniger läßt sich natürlich darüber eine Aussage machen, ob es sich dabei um enzym- oder hormonartige Stoffe handelt. Jedenfalls muß man sich vor Augen halten, daß hier außerordentlich komplizierte Verhältnisse vorliegen, und man kann sich vorläufig noch

keine sinnvollen, experimentell prüfbaren Vorstellungen darüber machen, was für Stoffe hierbei in Frage kommen und wie sie wirken.

2. Mosaikeier.

Schon die einfache Beobachtung der normalen Entwicklung zeigt in gewissen Fällen, daß nicht nur die einzelnen Keimblätter ihrem Ursprung nach auf bestimmte Furchungszellen zurückzuführen sind, sondern auch die einzelnen Organe. Durch die einzelnen Furchungsteilungen wird gewissermaßen ein in der ungeteilten Zelle schon vorhandenes Mosaik von Anlagen aufgeteilt, weshalb Heider diese Eier als Mosaikeier be-

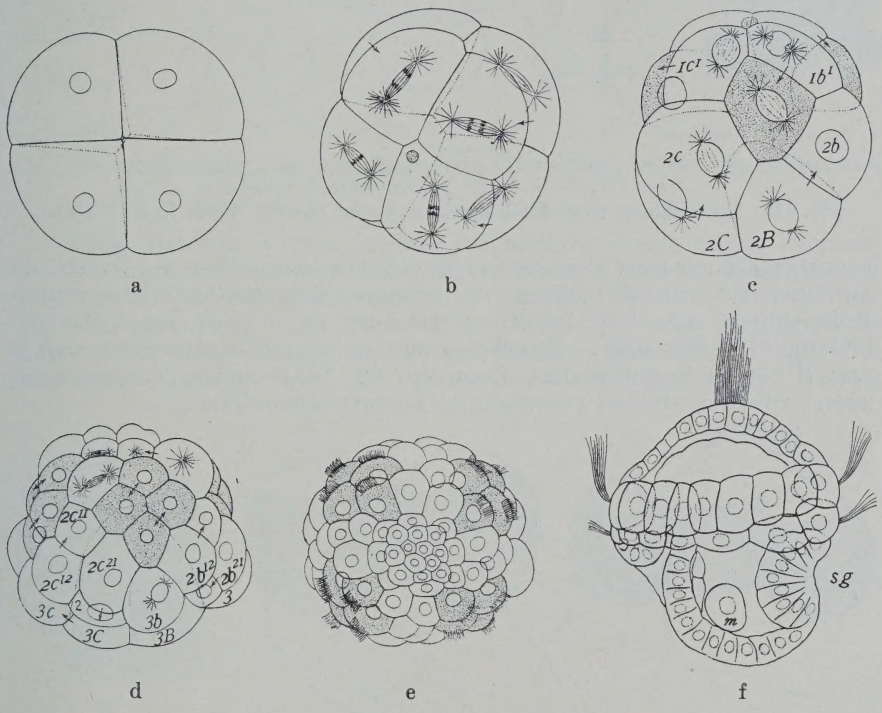


Abb. 476. Furchung des Eies von *Patella*. Nach E. B. Wilson.

zeichnete. Die experimentelle Forschung hat mit gewissen Einschränkungen den mosaikartigen Charakter der Furchung bei diesen Tiergruppen bestätigt. Wir wollen uns an einigen charakteristischen Beispielen mit der Mosaikfurchung näher bekannt machen.

Zu diesem Typus gehören vor allen Dingen die Eier der Anneliden und Mollusken.

Versuche von E. B. Wilson an der Schnecke *Patella coerulea* zeigen deutlich den Mosaikcharakter der Furchung. *Patella* ist ein typisches Beispiel der sogenannten Spiralfurchung[1]); doch fehlt im Gegensatz zu *Dentalium* der sogenannte Dottersack (Abb. 476). Im 8-Zell-

1) So genannt, weil die medianen Teilungsebenen der einzelnen Zellkränze infolge schiefer Einstellung der Kernteilungsachsen nicht miteinander zusammenfallen.

stadium (b) finden sich hier vier Mikro- und vier Makromeren; im 16-Zellstadium (c) vier große Basalzellen (2 A, 2 B, 2 C, 2 D), vier schmälere Zellen am oberen Pol ($1a^1$—$1d^1$) und acht kleinere Zellen in der Äquatorialgegend, von denen vier von gleicher Größe das 2. „Quartett" (2a—2d), die vier übrigen, etwas kleineren alternativ darüber angeordnet, die primären Trochoplasten darstellen ($1a^2$—$1a^2$) (in der Abbildung sind dieselben nicht durch Buchstaben bezeichnet, sondern durch Punktierung

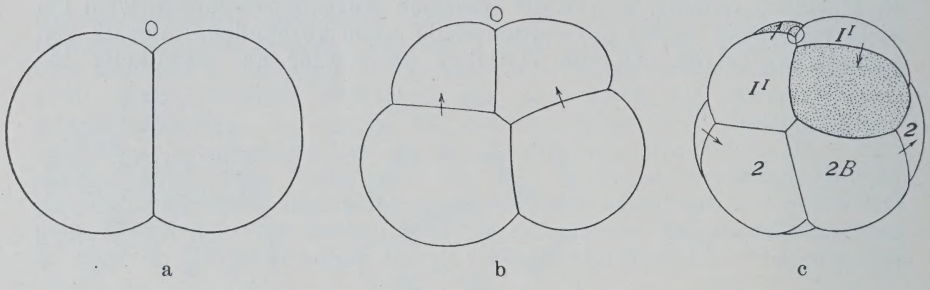


Abb. 477. Entwicklung einer Halb-Blastomere von *Patella*. Nach E. B. Wilson.

hervorgehoben). Durch sukzessive gleiche Teilung bilden die letzten die 16 Zellen (je 4 in 4 Gruppen) des primären Prototrochs[2]). Die weitere Entwicklung, die ebenfalls streng mosaikartig verläuft, zeigt die Abbildung 476. Für unsere Zwecke genügt es, darauf hinzuweisen, daß in dem 8 bis 10 Stunden alten Keim (e) die 16 primären Trochoplasten zuerst Cilien ausbilden (sogenanntes Ctenphorenstadium).

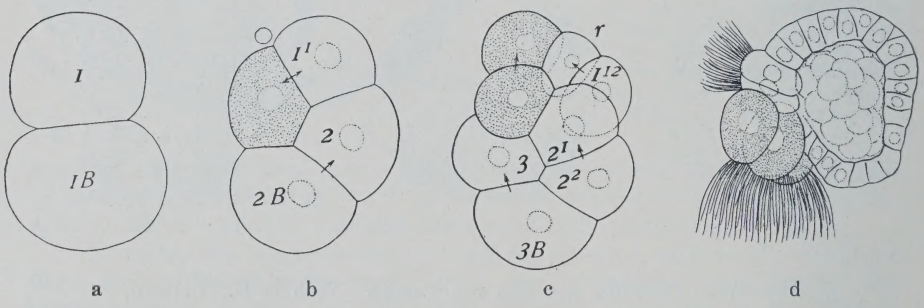


Abb. 478. Entwicklung einer Viertelblastomere von *Patella* zu einer Viertellarve. Nach E. B. Wilson.

Aus isolierten Blastomeren der verschiedenen Entwicklungsstadien oder Gruppen von solchen, wird nun bei ihrer weiteren Entwicklung nur das, was aus ihnen im Zusammenhang geworden wäre. Das fehlende wird nicht ergänzt, es wird nicht reguliert. So entwickelt sich aus einer isolierten Halbblastomere ein 8-Zellstadium ($^{16}/_{2}$-Zellstadium) das bereits primäre Trochoplasten zeigt, aber nur in der Zahl zwei (Abb. 477). Auch die anderen Zellen entsprechen der Hälfte eines normalen 16-Zellstadiums. $^1/_4$ Blastomere ergibt im 4-Zellstadium Furchungsbilder,

1) Der Prototroch ist der obere Wimperkranz der für die Anneliden und Mollusken charakteristischen *Trochophora*-Larve.

die völlig dem Viertel eines normalen 16-Zellstadiums entsprechen und weiterhin $^1/_4$ Trochoralarve (Abb. 478). Eine isolierte $^1/_8$-Mikromere bildet bereits im 4-Zellstadium ($^{32}/_8$) zwei primäre, diesmal nebeneinanderliegende Trochoplasten und entspricht somit dem 8. Teil eines 32-Zellstadiums. Isolierte Trochoplasten schließlich ($^1/_{16}$ Blastomere; Zelle 12) liefern beim zweiten Teilungsschritt 4 primäre Trochoplasten, die ihre Cilien zur Ausbildung bringen, ein Resultat das in besonders instruktiver Weise den Mosaikcharakter der Patellafurchung erweist (Abb. 479).

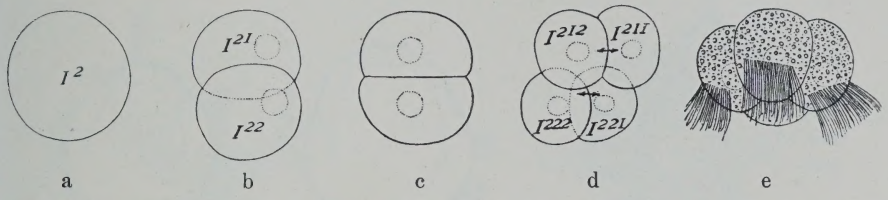


Abb. 479. Entwicklung einer Achtelblastomere (Trochoplast) zu den vier bewimperten primären Trochoplasten. Nach E. B. Wilson.

Diese Befunde werden in sehr instruktiver Weise durch Versuche von Wilson mit einem anderen Molluskenkeim ergänzt. Das Ei der Schnecke *Dentalium* läßt schon im unreifen Zustand verschiedene Regionen erkennen; an den beiden Polen je eine pigmentfreie Kappe und dazwischen eine rötlich-braune äquatoriale Zone. Bei der ersten Teilung wird die oberste animale pigmentfreie Kalotte

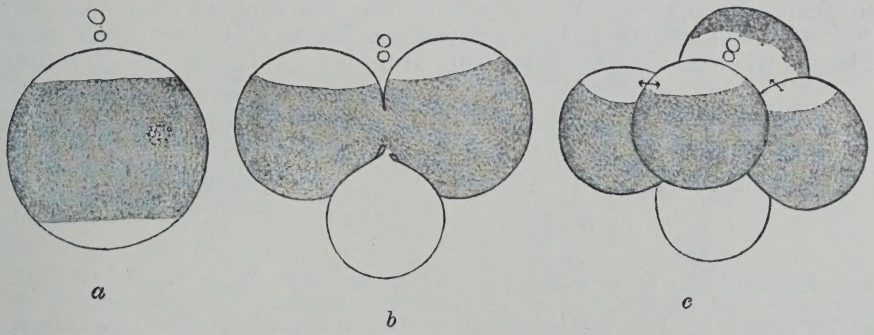


Abb. 480. Furchung des *Dentalium*-Eies mit verschiedenen Plasmazonen. a Ei nach der Reifeteilung; b Zweizellstadium mit dem primären Dottersack (s_1); c Vierzellstadium mit sekundärem Dottersack (s_2). Nach E. B. Wilson aus Buchner.

sowie die Pigmentzone in zwei gleiche Teile zerlegt (Zelle AB und CD), das Material der pigmentfreien Kalotte des vegetativen Pols wird aber dabei gleichzeitig zu einer scheinbar zellenähnlichen Kugel abgeschnürt, dem sogenannten primären Dottersack (Abb. 480 b). Doch handelt es sich hier nicht um eine dritte Zelle, sondern dieser Dottersack bleibt mit einem dünnen Stiel mit der Zelle CD verbunden und verschmilzt dann wiederum mit dieser Zelle. Das Endresultat der ersten Teilung ist eine kleine Zelle AB und eine größere CD, die das gesamte pigmentfreie Material des vegetativen Poles enthält. Bei dem nächsten Teilungsschritt wird wiederum der Dottersack ausgebildet

und verschmilzt dann mit der Zelle D (Abb. 480 c). Dasselbe erfolgt bei dem dritten Teilungsschritt, so daß in dem 8-Zellstadium, wo der Keim aus vier Makro- und vier Mikromeren besteht, die Zelle D das Material des sogenannten Dottersacks enthält, der von nun an nicht mehr auftritt. In dem 16-Zellstadium gelangt der größte Teil des Materials des sogenannten Dottersackes in die Zelle D II, den so-

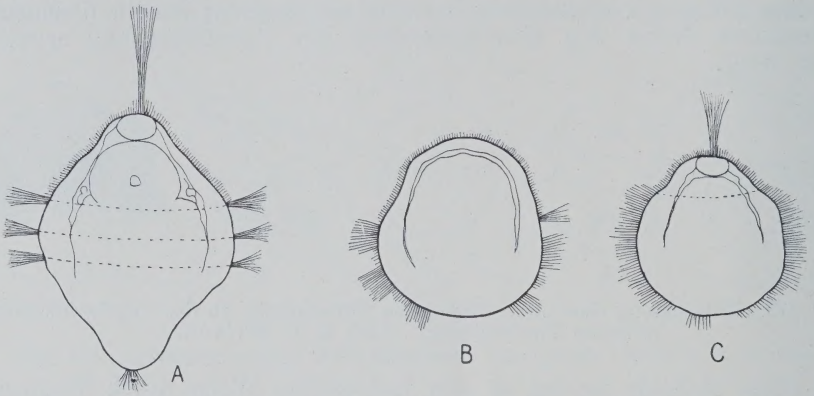


Abb. 481. a Normale Trochophoralarve von *Dentalium*. b Larve nach Entfernung des primären und c nach Entfernung des sekundären Dottersackes. Nach E. B. Wilson.

genannten Somatoplast. Die Abkömmlinge der Zelle D liefern in beiden Fällen das mittlere Keimblatt, das Mesoderm.

Entfernt man nun den primären Dottersack des Zweizellstadiums, so fehlt den daraus sich entwickelnden Trochophoralarven das sogenannte Apikalorgan und die posttrochale Region (Abb. 481, 482). Das Plasma dieses Dottersackes muß also die „Anlagen" des Scheitel-

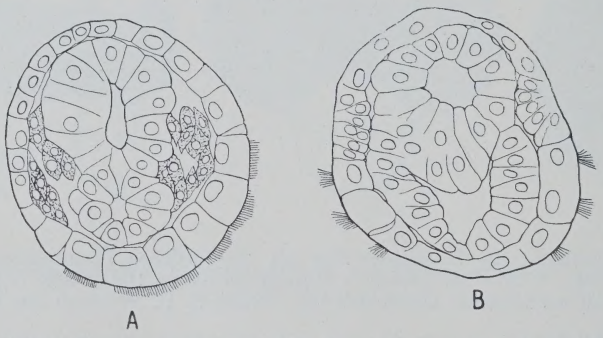


Abb. 482. A Schnitt durch eine normale Trochophoralarve von *Dentalium*; B Schnitt durch eine Larve, die sich aus dottersacklosem Ei entwickelte. In A zwischen Darm und Körperrand Zellen des Cölommesoplastes (punktiert) vorhanden, in B nicht. Nach E. B. Wilson.

organs und der posttrochalen Region enthalten. Entfernt man aber den Dottersack im Vierzellstadium, so kommt nur die posttrochale Region in Fortfall, aber nicht mehr die Scheitelplatte. Zwischen der ersten und zweiten Furchung müssen also einer oder mehrere Faktoren, welche zur Bildung der Scheitelplatte notwendig sind, aus dem vegetativen Teil der Zelle CD, der das Material des Dottersackes enthält,

in den animalen gelangt sein. Auch die isolierten Zellen A, B, C liefern ähnliche Defektlarven, die Zelle D dagegen eine normale Trochophoralarve. Es sind also bereits im unbefruchteten Ei „organbildende Substanzen" ausgebildet, die im Verlaufe der Furchung ganz bestimmten Zellen zugeteilt werden.

Ein weiteres Beispiel von ausgesprochener Mosaikfurchung sind die Eier der Nematoden. Am besten untersucht ist deskriptiv, wie experimentell die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* (Boveri). Die erste Furchungsteilung zerlegt das befruchtete Ei in zwei etwas ver-

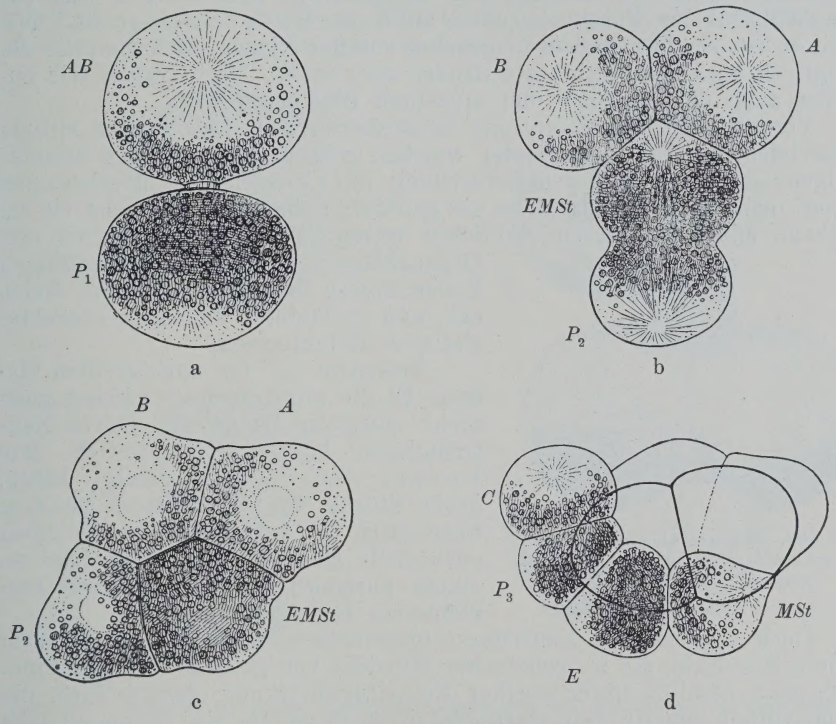


Abb. 483. Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala* bis zum Achtzellstadium. *A*, *B* Dorsalfamilie, künftiges Ektoderm (P_1, P_2, P_3 erste, zweite und dritte Stammzelle, *E* und *MSt* Urzelle des Entoderms und für das Stomataeum und den größten Teil des Mesoderms). *C* Ursomazelle 3, die die sogenannten Schwanzzellen liefert, d. h. ein Teil des Ektoderms und Mesoderms. Nach Boveri.

schieden große Zellen, von denen die eine AB in der Regel dotterärmer und größer ist, als die Zelle P_1. Die dorsale Zelle AB ist die Ursomazelle, die ventrale, die sogenannte Stammzelle $P_1 \cdot P_1$ teilt sich bei der zweiten Furchungsteilung in der Richtung der vorigen Teilungsachse in EMST und P_2, AB dagegen senkrecht dazu in A und B. Dadurch entsteht eine T-artige Figur, die durch Umklappen des Längsbalkens zum Rhombus wird. Damit sind schon auf diesem frühen Stadium die bilaterale Symmetrie und die Achsen des künftigen Wurmes kenntlich (Abb. 483). Der nächste Teilungsschritt zerlegt die Zelle A und B in je zwei gleiche Zellen A und α und B und β, die später zum Ektoderm werden, EMST wird in derselben einreihigen Anordnung in MST und E

zerlegt, P_2 in P_3 und C. Aus den Zellen MST und E geht später das gesamte Meso- und Entoderm und außerdem das Stomodaeum hervor. P_3 bildet beim übernächsten Teilungsschritt die Urgeschlechtszelle P_4. Wir haben früher schon gesehen, daß die P-Zellen sich von den übrigen Furchungszellen des *Ascaris*-Eies durch ihren verschiedenen Chromosomenbestand unterscheiden; sie erhalten als die Keimbahnzellen allein die gesamte Chromosomensubstanz, während in den Somazellen ein Teil der Chromosomen aus dem Kern eliminiert wird (Chromatindiminution s. S. 340, Abb. 286). Man könnte so auf den Gedanken kommen, daß der verschiedene Chromatinbestand entscheidend wäre für das Schicksal der Furchungszellen; doch hat Boveri gezeigt, daß dem nicht so ist, sondern daß es umgekehrt von der Plasmabeschaffenheit abhängt, ob eine Diminution stattfindet oder nicht. Doch fragen wir zunächst nach den Potenzen der einzelnen Blastomeren.

Versuche, in denen einzelne Blastomeren des *Ascaris*-Eies mittels ultravioletter Strahlen abgetötet wurden, zeigten zunächst den mosaikartigen Charakter der Ascarisfurchung (Stevens). Die überlebenden Zellen lieferten genau das, was sie geliefert haben würden, wenn sie im Verband mit den anderen verblieben wären. Mit anderen Worten, die Organanlagen, die aus den abgetöteten Zellen hätten hervorgehen sollen, fielen aus, und es bildeten sich ganz charakteristische Defektlarven.

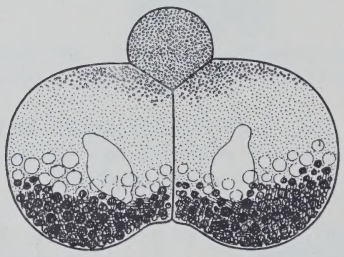


Abb. 484. Sogenanntes „Ballei" von *Ascaris megalocephala* im Zweizellstadium. Nach Boveri.

Trotzdem ist im ungefurchten *Ascaris*-Ei die künftige Entwicklung noch nicht endgültig festgelegt. Durch Zentrifugieren lassen sich nämlich, wie Boveri und Hogue gezeigt haben, große Stücke von Protoplasma aus dem ungeteilten Ei entfernen und trotzdem entwickelt sich der Rest derselben zu einem normalen ganzen, nur etwas verkleinerten Embryo.

Doch ergaben die Zentrifugierungsversuche Boveris auch noch andere Resultate, die in mehrfacher Hinsicht von großem Interesse sind. Läßt man nämlich unter starker Zentrifugalwirkung *Ascaris*-Eier, die schon vorher längere Zeit stark zentrifugiert waren, sich teilen, so tritt in vielen Fällen (— 36 Proz.) nach der Teilung ein kleiner Plasmaball aus schweren Plasmagranulen bestehend, auf, der in der ersten Furche liegt (Abb. 484). Diese „Balleier" zeichnen sich dadurch aus, daß die beiden ersten Blastomeren immer genau gleich groß sind und daß die Furchungsebene auf der durch das Zentrifugieren hervorgebrachten Schichtung der Eibestandteile genau senkrecht steht. Die Abnormität entsteht dann, wenn die zentrifugale Kraft in der Richtung der Eiachse wirkt; die Kernteilungsspindel stellt sich dann senkrecht zu der Eiachse ein, während normalerweise die erste Furchungsteilung quer zur Eiachse erfolgt, die erste Furchungsspindel also sich in die Eiachse selbst einstellt. Denkt man sich die Struktur, auf der die Polarität des Eies und also die Existenz einer Eiachse beruht, als eine parallele Schichtung, so muß die geänderte Spindelstellung dazu führen, daß jede Blastomere von allen Eischichten die Hälfte erhält. Daraus erklärt sich die vollkommene Äquivalenz der beiden Zellen (Abb. 485). Hervorgehoben sei noch, daß die charakteristische Entwicklung der Balleier auch an Eiern eintreten

kann, die sich unter starker Zentrifugalwirkung geteilt haben, ohne daß sich dabei ein Ball abgeschnürt hätte.

Jede Halbblastomere eines solchen „Balleies" besitzt nun, wie die weitere Entwicklung zeigt, genau die Eigenschaften einer normalen Blastomere P_1, während die Eigenschaften der normalen Blastomere AB vollkommen verschwunden sind. Es entwickeln sich also Doppelembryonen, denen aber die Abkömmlinge der Zellen AB fehlen (Abb. 487 a). Dieses Resultat wird dadurch bestätigt, daß nach Abtöten einer Halbblastomere eines solchen Balleies die andere Halbblastomere sich ebenso furcht, wie die allein sich entwickelnde Zelle P_1 der normalen Keime. Jede allein sich entwickelnde Halbblastomere eines Balleies verhält sich also in allen Stücken wie eine normale Halbblastomere P_1.

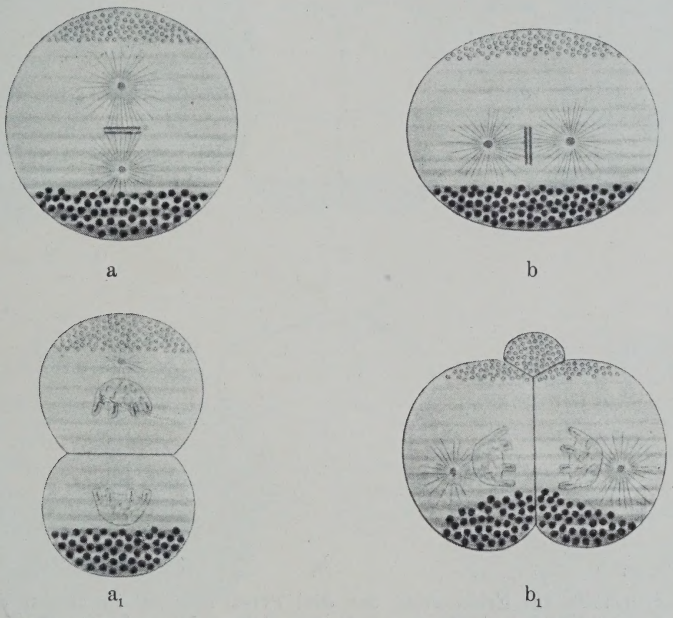


Abb. 485. Schema der ersten Furchungsteilung und der Verteilung der verschiedenen Plasmazonen des Eies von *Ascaris* bei frontaler (a, a_1) und medianer (b, b_1) sogenannter „Ballei"-Teilung. Nach Boveri.

Da, wie wir eingangs erwähnten, dasselbe Resultat (die sogenannte Ballfurchung) auch an ganzen Eiern ohne den abgeschnürten Ball auftreten kann, so haben wir hier das merkwürdige Ergebnis, daß ein ganzes Ei, dem nichts weggenommen wurde, keinen Ganzembryo zu liefern vermag. Es fehlt die Zelle AB und ihre Abkömmlinge, also der größte Teil des Ektoderms, und nur der ventrale Embryonalbereich kommt zur Ausbildung. Man kann das in etwas paradoxer Weise mit Boveri so ausdrücken; das Ganze reguliert sich zum vergrößerten Bruchstück.

Als weiteren wichtigen Schluß ergibt die Analyse der „Balleier" daß nicht die Beschaffenheit der Kerne es sein kann, die den Charakter und das Schicksal der Furchungszellen bestimmt, sondern daß umgekehrt die Kerndiminuition durch die Beschaffenheit des Zellplasmas bestimmt wird, in die der betreffende Kern gelangt (vgl. Abb. 485).

Denn bei den Balleiern ist nur die plasmatische Differenzierung geändert worden, und die erste Teilungsebene fällt mit der Eiachse zusammen und hat daher das polar orientierte Zellplasma in zwei gleiche Teile zerlegt, während bei normaler Furchung die erste Teilungsebene normal zur Eiachse steht und das geschichtete Eiprotoplasma in zwei ungleich beschaffene Blastomeren zerlegt. Die ungleiche Beschaffenheit der beiden primären Blastomeren im letzten Falle ist dann die Ursache des späteren verschiedenen Verhaltens der beiden Zellkerne, indem die Diminuition im normalen Falle nur in der ventralen Zelle unterbleibt, die zur Stammzelle wird, während bei der abgeänderten Richtung sich beide Blastomeren wie Stammzellen verhalten werden.

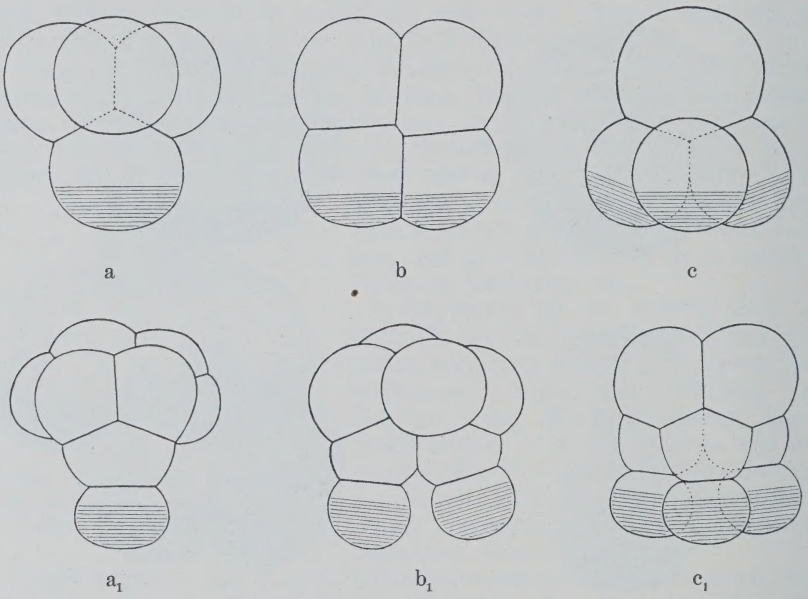


Abb. 486. Schemata zur Erläuterung der drei Typen aus der simultanen Vierteilung dispermer *Ascaris*-Eier. a, a_1 Typus I mit drei Zellen *AB* und einer Zelle P_1; b, b_1 Typus II mit zwei Zellen *AB* und zwei Zellen P_1; c, c_1 Typus III eine Zelle *AB* und drei Zellen P_1. Nach Boveri.

Weiterhin hat Boveri durch Analyse doppeltbefruchteter Eier, die sich simultan in vier Zellen teilen, den Nachweis geführt, daß durch diese Vierteilung das Plasmamaterial des Ascariseies entweder in drei Zellen A B und eine Zelle P_1 oder in zwei Zellen A B und zwei Zellen P_1 oder aber endlich in eine Zelle AB und drei Zellen P_1 zerlegt wird (Abb. 486). Im ersten Falle bildet sich eine einzige Embryonalanlage, jedoch mit vermehrten Ektodermalzellen (Abb. 487 b), im zweiten zwei parallel gelegene normale Embryonen (Abb. 487 c) und im dritten gelangen schließlich drei Embryonalanlagen zur Ausbildung mit verringerter Zahl der Ektodermzellen (Abb. 487 d). Diese Befunde lehren zugleich, daß nicht eine erbungleiche Kernteilung es sein kann, die den Charakter der Keimbahnzellen (P_1) bestimmt, sondern daß umgekehrt eine bestimmte Beschaffenheit des Zellplasmas es bewirkt, daß in der betreffenden Zelle die Diminuition unterbleibt.

Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei abnormer Furchung (Dispermie) lehren uns, daß Stücke eines reifen Eies die Wertigkeit eines ganzen Eies besitzen können. So entstehen aus einem dispermen Ei des

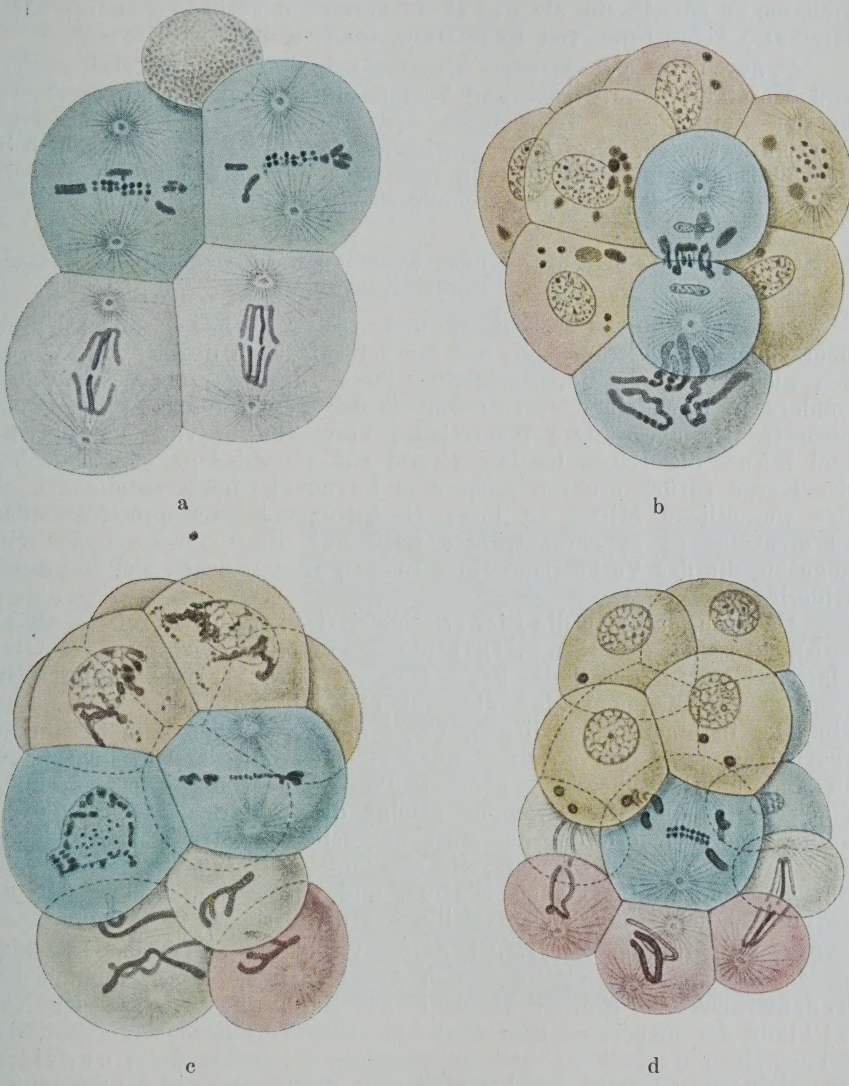


Abb. 487. a „Ballkeim“ von *Ascaris megalocephala* im Übergang von Vier- zum Achtzellstadium. b—d Disperme Keime von *A. megalocephala bivalens*; b Dispermietypus I in ventraler Ansicht, c Dispermietypus II. d Dispermietypus III. Gelb die Zellen *AB*, blau Ursomazellen *Emst*, rot Ursomazelle *C* und weiß Stammzellen. Nach Boveri.

Typus II zwei verbundene Zellenkomplexe, deren jeder sich wie ein normaler Keim darstellt. Das *Ascaris*-Ei verhält sich also in diesem Fall wie ein typisches Regulationsei. Mit dieser vollkommenen Regulationsfähigkeit des Eies steht in schärfstem Kontrast die unabänderliche

Bestimmtheit jeder Blastomere, sobald die 1. Furchungsteilung erfolgt ist. Sie ist entweder AB oder P_1 und außerstande, wenn die andere von der Entwicklung ausgeschlossen wird (s. Balleier), sich zu etwas anderem zu entwickeln, als was sie in normalem Verband geliefert hätte. Hier also keine Spur von Regulation, sondern strengstes Mosaik.

Dadurch ist der strenge Unterschied zwischen Regulationseiern und Mosaikeiern verwischt und kommt einfach auf einen Unterschied in der Zeit hinaus, in welcher der Komplex der Furchungszellen determiniert wird. Man kann gewissermaßen mit Boveri sagen, beim Seeigel beginnt die Entwicklung erst nach dem Blastulastadium, beim *Ascaris*-Ei mit dem ersten Furchungsschritt.

3. Erbungleiche Kernteilung oder Plasmadifferenzierung als Ursache der Determinierung.

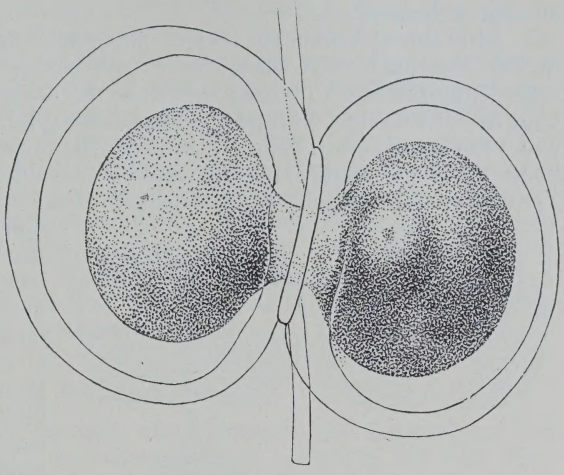
Die Versuche am *Dentalium*- und *Ascaris*-Ei hatten uns schon in überzeugender Weise gezeigt, daß die verschiedenen prospektiven Potenzen nicht in einer Verschiedenheit ihres Blastomerenkernes beruhen, sondern in irgendeiner Verschiedenheit der Beschaffenheit ihres Protoplasmas. Da aber ältere theoretische Vorstellungen von Weismann und Roux die Determination gerade auf verschiedene Beschaffenheit der Kerne zurückzuführen suchten und erbungleiche Kernteilungen als das wesentliche Mittel zu ihrer Herbeiführung angesprochen haben, so erscheint es angebracht, hier noch auf die Versuche näher einzugehen, die das Vorkommen einer solchen erbungleichen Teilung direkt widerlegen.

Dadurch, daß man die Eier [Seeigelei (Driesch), *Nereis*-Ei (Wilson), Froschei (O. Hertwig)] unter Pressung zwischen zwei Glasplatten sich furchen läßt, kann man sie, wie Driesch zuerst angegeben hat, zwingen, daß die ersten 8—16 Furchungszellen nebeneinander in einer Ebene liegen, wobei die verschiedenen Kernteilungsschritte in ganz anderen Richtungen erfolgen und die einzelnen Kerne in andere Plasmabereiche geraten als bei der normalen Furchung. Nach Aufhebung des Zwanges erfolgt die weitere Entwicklung mit völlig anderer Anordnung der Furchungszellen und trotzdem entwickeln sich daraus normale Larven. Die abgeänderte Kernverteilung hat also auf das Endresultat keinen Einfluß, und daraus ergibt sich, daß die Hypothese der erbungleichen Teilungen nicht richtig sein kann.

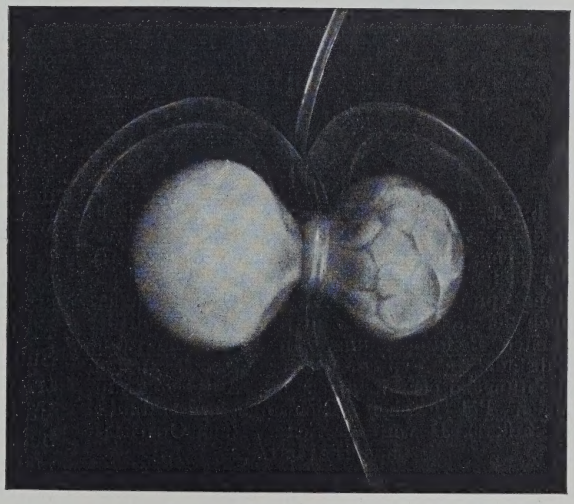
Auch für das *Ascaris*-Ei, dessen verschiedener Chromatinbestand in den Keimbahn- und Somazellen den Gedanken einer erbungleichen Teilung noch am ehesten nahelegt, hat durch die Analyse der Entwicklung der dispermen Eier Boveri selbst den Beweis erbracht, daß erbungleiche Kernteilung hier ausgeschlossen ist. Da die Boverische Beweisführung infolge der komplizierten Verhältnisse in Kürze schwer verständlich zu machen ist, so wollen wir hier nur einen neueren Versuch am Tritonei von Spemann genauer schildern, der in sehr demonstrativer Weise die erbungleiche Teilung widerlegt.

Befruchtete, aber noch ungefurchte Tritoneier kann man so einschnüren, daß die eine Hälfte den Ei- und Spermakern enthält, die andere mit einem dünnen Plasmastrang mit ihr verbundene Hälfte kernlos ist (Abb. 486a). Die Eihälfte ohne Kern bleibt zunächst ungefurcht, während die andere mit dem Kopulationskern sich bis zum 8-Zellstadium normal furcht. Beim nächsten, 4. Teilungsschritt,

bei dem 8 Zellen der kernhaltigen Eihälfte 16 Zellen werden, tritt' der der Schnürfurche zunächstgelegene Tochterkern ($^1/_{16}$-Kern) durch den dünnen Plasmastiel hinüber, worauf dieser Stiel sich durchschnürt (Abb. 488 b). Jetzt beginnt auch in dem früher kernlosen Eistück die Entwicklung, die zu einem normalen Embryo führen kann, der nur in der Entwicklung dem anderen gegenüber zurückbleibt. Es enthalten also in diesem Falle $^1/_{16}$ Furchungskern und das halbierte Protoplasma noch alle Anlagen für einen normalen Embryo.



a



b

Abb. 488. a Ei von *Triton taeniatus*, einige Zeit nach der Befruchtung innerhalb seiner Eikapsel mit einer Haarschlinge stark eingeschnürt. Eikern in der rechten Hälfte. b Furchungsstadium eines solchen Keimes ($10^1/_2$ Std. nach der künstlichen Befruchtung). Rechte Hälfte wahrscheinlich 31 Zellen, die linke enthält einen Kern. Nach Spemann.

Wir wissen nun aus den oben mitgeteilten Schnürversuchen von Spemann am Zweizell- und Blastulastadium, daß das Resultat ein verschiedenes ist, je nachdem die Schnürung annähernd median oder annähernd frontal verlaufen war (s. Abb. 461 S. 581). Dasselbe trifft auch für diesen Versuch zu. Bei annähernd frontaler Schnürung kann die Hälfte, welche erst nachträglich einen Kern erhält, sowohl zur Rücken-, wie zur Bauchhälfte werden, also entweder normale Entwicklung zeigen oder zu einem undifferenzierten kugeligen Gebilde werden. In der dorsalen Eihälfte kann also schon der Bruchteil des Furchungskernes zur normalen Ausbildung der Achsenorgane genügen, während in der Bauchhälfte fast sämtliche Abkömmlinge des Furchungskernes sich befinden können, ohne daß mehr als ein Bruchstück entsteht. Die Bestimmung darüber,

ob ein normaler Embryo oder nur ein Bruchstück entsteht, kann also nicht auf Verschiedenheiten der Furchungskerne beruhen, sondern nur auf irgendwelchen Unterschieden der Protoplasmabezirke, in welche sie zu liegen kommen.

Alle diese Versuche lehren zunächst, daß nur Verschiedenheiten in der Beschaffenheit einzelner Plasmabezirke zur Erklärung der Verschiedenheiten der Potenzen einzelner Blastomeren herangezogen werden können. Wir haben bereits genügend Beispiele sowohl von Regulations- wie von Mosaikeiern kennen gelernt, die das in der Tat beweisen. So kann der Unterschied im Schicksal der beiden ersten Blastomeren des Tritoneies bei medianer und frontaler Führung nur auf einer anderen Verteilung verschiedener Plasmabezirke beruhen und wenn bei *Dentalium* die Abtrennung des primären Dottersackes einen Ausfall ganz bestimmter Organe zur Folge hat, so können die Potenzen zur Ausbildung dieser Organe nur in der besonderen Plasmabeschaffenheit des Dottersackes gelegen haben, der ja gar keinen Kern besitzt. Schließlich sei nochmals an die *Ascaris*-Versuche Boveris erinnert, in denen sowohl an „Balleiern" wie an dispermen Eiern überzeugend die Abhängigkeit der Potenzen der Blastomeren von der Plasmabeschaffenheit bewiesen wurde.

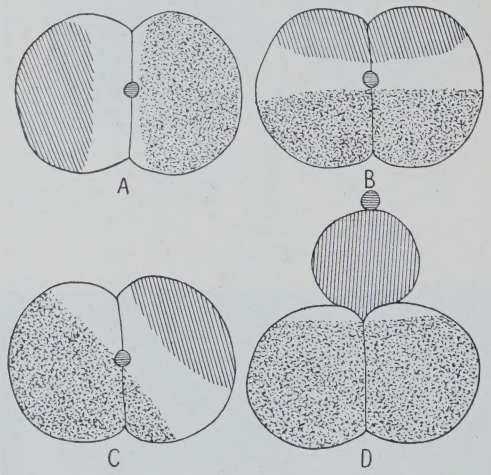


Abb. 489. Stark zentrifugierte Eier im Zweizellstadium von *Limnaea columnella*. Die verschiedene Anordnung der grauen (schraffiert), der hellen (transparenten) und der gelben Substanz (punktiert). A, B und C zentrifugiert nach der Reifung; D zentrifugiert während der zweiten Reifungsteilung. In D ist die graue Substanz in den groß ausgefallenen zweiten Richtungskörper hineingelangt. A—C vom animalen Pol gesehen (Richtungskörper dunkel schraffiert), D von der Seite. Nach Conklin aus Herbst.

Es fragt sich nun noch, ob diese „organbildenden Substanzen" mit den vielfach bei Mosaikeiern sichtbaren Substanzen identisch sind. Das trifft fraglos in den meisten Fällen nicht zu. So ist zwar beim Seeigelei das rote Pigment charakteristisch für die entodermbildenden Blastomeren. Da aber dasselbe gelegentlich auch eine andere Lage aufweisen kann, ohne daß die Entodermbildung eine Aenderung erfährt (Garbowsky) und da es ferner in *Arbacia*-Eiern durch Zentrifugierung in die verschiedensten Eibezirke verschoben werden kann, und dementsprechend in späteren Entwicklungsstadien ganz verschiedene Organe das Pigment aufweisen, so kann dem roten Pigment als solchem keine organisatorische Bedeutung zugeschrieben werden. Die Potenzen selbst sind offenbar an unsichtbare Strukturen des Eiprotoplasmas gebunden. Rotes Pigment und eine unsichtbare organisatorische Plasmabeschaffenheit liegen nur normalerweise in derselben Eizone.

Dieselben Resultate ergaben auch Zentrifugierungsversuche an Anneliden- und Molluskeneiern. Ein besonders drastischer Fall sei noch

nach den Experimenten von Conklin geschildert. In Schneckeneiern (*Limnaea*) erhielt Conklin durch starkes Zentrifugieren eine auffallende Schichtung der Eisubstanzen in eine graue, helle und eine gelbe Substanz. Die Lage dieser Substanzen hat aber nicht den geringsten Einfluß auf das Schicksal der Zellen, welches sie enthielten. Die in der Abb. 489 im Zweizellenstadium wiedergegebenen *Limnaea*-Eier zeigen bei gleicher Orientierung in Aufsicht vom animalen Pol ganz verschiedene Lagen der Schichten zur primären Eiachse, trotzdem erfolgt die Entwicklung im Sinne der primären Eiachse; die aus solchen Eiern erhaltenen Embryonen sowie die jungen Schnecken zeigen dann genau noch diese abnorme streifige Pigmentierung. Ja selbst die Eliminierung der grauen Substanz aus dem Ei, die einmal infolge des Zentrifugierens auftrat (Abb. 389 *D*), hatte keine Defektentwicklung zur Folge. Die sogenannten organbildenden Substanzen im Molluskenei sind mithin nicht sichtbar, und sie können nicht durch Zentrifugieren verlagert werden.

4. Folgerungen.

Die befruchtete Eizelle enthält alle Anlagen zur Ausbildung der typischen Formen im Laufe der Entwicklung. Insofern ist alle Entwicklung Evolution. Aber das ist natürlich nicht so aufzufassen, wie es die alte Evolutionstheorie des 18. Jahrhunderts getan hatte, daß im Ei nun alle Organe schon in einer unentwickelten Anlage vorhanden seien, vielmehr kommt durch die Differenzierungsvorgänge in der Struktur des Eiprotoplasma und durch Aufteilung verschiedener Plasmateile auf verschiedene Tochterzellen die Determination zustande. Die Potenzen werden in fortschreitender Entwicklung schrittweise vermindert. Die Ungleichheiten in den verschiedenen Keimbezirken, die auf diese Weise entstehen, werden dadurch zu neu auftretenden Bedingungen für weitere Differenzierungen und Gestaltungen. Und somit ist jede Entwicklung zugleich Epigenesis. Der alte Gegensatz zwischen Evolution und Epigenesis ist in dieser Formulierung aufgehoben. Entwicklung ist Evolution und Epigenesis zugleich, Selbstdifferenzierung und unabhängige Differenzierung, doch ist Selbstdifferenzierung das Primäre.

Wenn wir nun auf Grund der cytologischen Untersuchungen und der Vererbungsexperimente geneigt sind, alle Potenzen, die im Laufe der Entwicklung manifestiert werden, in den befruchteten Eikern zu verlegen, so scheint mit dieser Auffassung die experimentell erwiesene Tatsache in krassem Widerspruch zu stehen, daß eine befruchtete Eizelle unter Umständen auch weniger liefern kann als ein Ganzes. So treten Defektbildungen auf, wenn von ungeteilten Eiern gewisser Tiere (z. B. der Ctenophoren) Teile des Protoplasmas weggeschnitten werden (man vergleiche hierzu auch die „Balleier" von *Ascaris* S. 594). Dieser Widerspruch löst sich durch die deskriptiv und experimentell gesicherte Feststellung, daß die Entwicklung ja nicht erst mit der Teilung des befruchteten Eies einsetzt, sondern schon im ungeteilten Ei beginnt, ja schon im heranwachsenden, unreifen Ei begonnen hat. Mit der Herausbildung bestimmter organbildender Substanzen oder organbildender physikalischer Zustände im Eiprotoplasma, mit der Herausbildung polarer Unterschiede und überhaupt einer Anisotropie im Ei beginnt bereits die Entwicklung und Determinierung. Das kann

schon im jüngsten Wachstumsstadium der Eier während oder nach den Reifungsvorgängen oder nach der Befruchtung seinen Anfang nehmen oder erst nach einer oder vielen Furchungsteilungen. Die Determinierung und Differenzierung kann außerdem nach Eingriffen noch umregulierbar sein, oder sie ist sehr frühzeitig unumstößlich festgelegt. Auf derlei Unterschieden im zeitlichen Auftreten der Determinierung und im Grade ihrer Festlegung beruht der Unterschied zwischen Regulations- und Mosaikeiern. Dieser Unterschied ist demnach kein prinzipieller, sondern ein gradueller, fließender, wie auch die Experimente gezeigt haben. Das typische Regulationsei von *Triton* ist im ungeteilten Zustand oder Zweizellstadium bereits in bestimmten Bezirken determiniert (Organisator), und das extreme Mosaikei von *Ascaris* erwies sich noch regulationsfähig.

Daß in der Differenzierung verschiedener Eibezirke der erste nachweisbare Entwicklungsschritt besteht, daß hierin die erste Grundlage zur Bildung von Formenmannigfaltigkeit, von Organanlagen gegeben ist, darüber kann nach den vorliegenden Experimenten wohl kein Zweifel mehr bestehen. Worin diese Differenzierung besteht, und wie sie zustande kommt, ist uns aber zurzeit völlig unbekannt. Wir wissen weder, ob es sich um rein chemische Verschiedenheiten handelt, oder um Verschiedenheiten bestimmter physikalischer Zustände, oder ob beides zusammenwirkt; wir wissen auch nicht, ob die Verschiedenheiten primär vom Kern (den Genen) oder vom Protoplasma ausgelöst werden, oder ob sie gar von außen der Ovocyte aufgedrängt werden; und schließlich könnten sie auch durch die kombinierte Wirkung von Kern, Plasma und äußeren Faktoren bedingt sein.

Ob die biologische Forschung auf diese Fragen jemals eine zureichende Antwort wird geben können, läßt sich heute nicht voraussagen. Eine voreilige mechanistische Beantwortung ist genau so unzulässig wie eine vitalistische. Es bedeutet einen methodischen Übergriff, wenn Driesch aus der heute bestehenden Unmöglichkeit einer mechanistischen Erklärung von Entwicklungsvorgängen Beweise für eine Unmöglichkeit einer solchen ableitet und so seinen Vitalismus begründet. Nicht eine vitalistische oder mechanistische Metaphysik, die mit einer kühnen Konzeption ein abgerundetes systematisches Bild des Entwicklungsgeschehens glaubt geben zu können, kann uns in der Erklärung und dem Verständnis dieser Fragen weiterführen, sondern nur planmäßige, d. h. durch vorsichtige Arbeitshypothesen geleitete Experimente werden uns langsam Schritt für Schritt ihrer Lösung näher bringen.

2. Äußere Faktoren der Entwicklung.

Wenn auch die spezifischen Ursachen für die Entwicklung in dem Ei selbst gelegen sind, die Entwicklung des Eies als Ganzes sich mithin fraglos als Selbstdifferenzierung darstellt, so ist doch andererseits zu erwarten, daß auch äußere Einwirkungen, Änderungen der normalen Bedingungen in quantitativer und qualitativer Hinsicht, wie Licht, Schwerkraft usw., einen gewissen, ja unter Umständen sehr weitgehenden Einfluß als gestaltende Faktoren auf die Entwicklung auszuüben vermögen. Derartige Wirkungen haben wir schon bei der Besprechung der Modifikationen in dem Kapitel Vererbung kennen gelernt. So weitgehende gestaltliche Veränderungen aber auch durch Außenein-

flüsse herbeigeführt werden können, so werden doch dadurch die in den organischen Systemen selbst liegenden Potenzen in keiner Weise in den Hintergrund gedrängt. Die vielen verschiedenartigen Abänderungen, die durch die Veränderungen äußerer Faktoren erzielt wurden, haben dementsprechend bisher auch noch nicht zu einem tiefer dringenden kausalen Verständnis der gestaltenden Vorgänge beigetragen und noch keinerlei allgemeingültige, das Entwicklungsgeschehen bestimmende Gesetzmäßigkeit erkennen lassen. Wir verzichten daher auf die Darstellung der vielen, meist zusammenhanglosen Einzelergebnisse, die durch Schwerkraft, Licht, Temperatur, Elektrizität, mechanische Einwirkungen, veränderten Gasaustausch u. a. erzielt worden sind, und beschränken uns darauf, einige charakteristische Wirkungen auf Gestaltungsvorgänge mitzuteilen, die durch Veränderung der chemischen Zusammensetzung und des osmotischen Druckes des umgebenden Mediums erreicht werden. Einmal sollen uns diese Fälle überhaupt als Beispiele der Wirkung äußerer Faktoren dienen, zum andern wählen wir sie, weil uns scheint, daß hier einige Ansatzpunkte zu künftigem tieferem Eindringen in das kausale Verstehen wenigstens gewisser organischer Gestaltungen vorliegen.

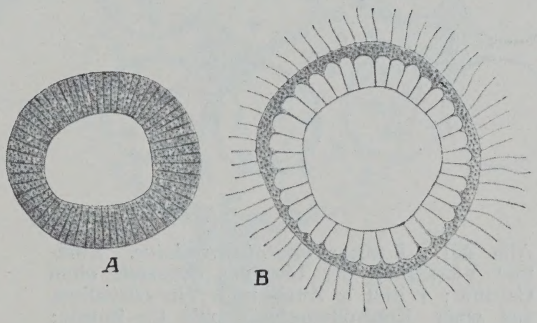


Abb. 490. A Kleine dickwandige trübe Blastula von *Echinus* aus einer K-freien Kultur; B normale Blastula aus derselben Mischung mit K. Die Larven in der letzteren wurden in der Folge zu normalen Plutei, während die in der K-freien Lösung als kränkliche, trübe Blastulae absterben. Nach Herbst.

Die Wirkung bestimmter anorganischer Stoffe der Umgebung auf die Entwicklung zeigen vor allen Dingen die ausgedehnten systematischen Versuche von Herbst an Seeigelkeimen. Es ist bereits (s. S. 213 u. f.) gezeigt worden, daß eine Anzahl von Salzen für den Stoffwechsel unbedingt notwendig ist. Diese selben Ionen sind auch für die Entwicklung der Seeigelkeime absolut lebensnotwendig. Dazu kommen hier noch Cl, Na und Ca. Die Herbstschen Versuche haben ergeben, daß die Kationen Na, K, Mg und Ca und die Anionen Cl, SO_4, KCO_3 sowie ein ganz geringer Überschuß von OH-Ionen über H-Ionen notwendig für den normalen Verlauf der Seeigelentwicklung sind. So entstehen z. B. in K-freiem Seewasser kleine dickwandige Blastulae ohne Cilien, die in diesem Zustande absterben und sich nicht weiter entwickeln (Abb. 490). In Ca-freien Lösungen kommen überhaupt keine geschlossenen, zusammenhängenden Larven zur Ausbildung, da die einzelnen Furchungszellen die Neigung haben, auseinanderzufallen. Dadurch hat sich die Kultur in Ca-freiem Seewasser als eine wertvolle Methode für die Isolierung einzelner Blastomeren erwiesen (Abb. 491).

Von besonderem Interesse ist die Wirkung des Fehlens des SO_4-Ions bei gleichzeitiger Erhöhung des Ca-Gehaltes. Der am animalen Pol zur Ausbildung gelangende Wimperschopf wird in einer derartigen Lösung viel mächtiger und erfährt eine größere Ausdehnung. Hand in Hand

damit erfolgt eine Verkleinerung des Urdarmbezirkes. Auf der Abb. 492 stellt sich derselbe nur als eine kleine flache Einsenkung dar, ist also

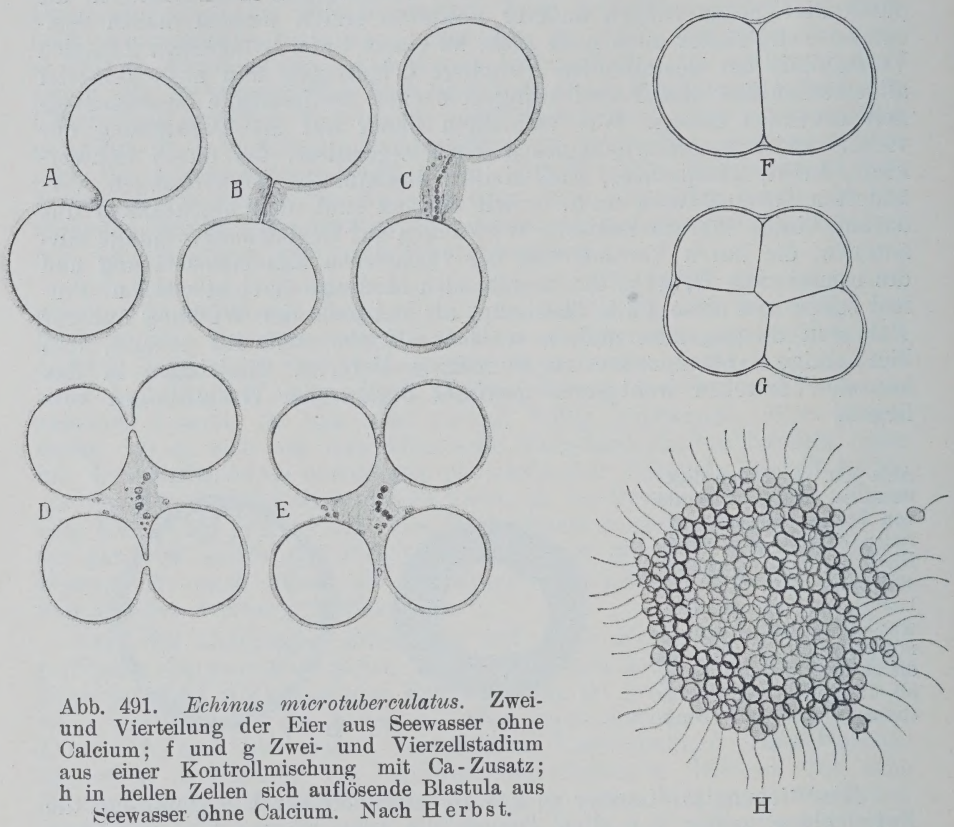


Abb. 491. *Echinus microtuberculatus.* Zwei- und Vierteilung der Eier aus Seewasser ohne Calcium; f und g Zwei- und Vierzellstadium aus einer Kontrollmischung mit Ca-Zusatz; h in hellen Zellen sich auflösende Blastula aus Seewasser ohne Calcium. Nach Herbst.

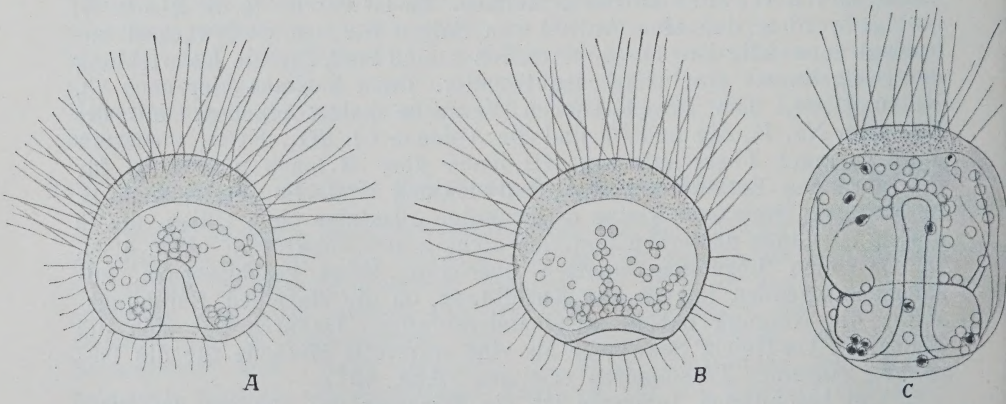


Abb. 492. Larven von *E. microtuberculatus.* a und b zwei Larven mit vergrößertem Wimperschopf aus SO_4-freiem Wasser mit erhöhtem Ca-Gehalt; c aus derselben Mischung mit Zusatz von 0,25 Proz. $MgSO_4$. Alle drei Larven gleich alt. Nach Herbst.

viel kleiner als der normale Darm einer gleichaltrigen Larve. Die so erhaltenen Larven gleichen in gewisser Hinsicht denen, die aus isolierten animalen Blastomeren des 8-Zellstadiums entstehen (s. S. 579). Hier sind also die ursprünglich entodermalen Bezirke oder Blastomeren durch eine veränderte Ionenzusammensetzung des Außenmediums ektodermisiert worden. Gerade dieser Fall zeigt deutlich, wie auch Außenbedingungen ganz spezifische determinierende Wirkungen zukommen können, die sonst streng an das System selbst gebunden, rein auf Innenbedingungen zu beruhen scheinen.

Ein zweites Beispiel spezifischer Formbildung unter dem Einfluß eines bestimmten Außenfaktors zeigt die Wirkung des Lithiums, eines sonst nicht in der normalen Umwelt vorhandenen Alkalimetalles auf die Wachstumsrichtung des Urdarmes und Größe der Entodermbildungszone bei Seeigellarven. Schwache Lithiumdosen wirken in der Weise, daß

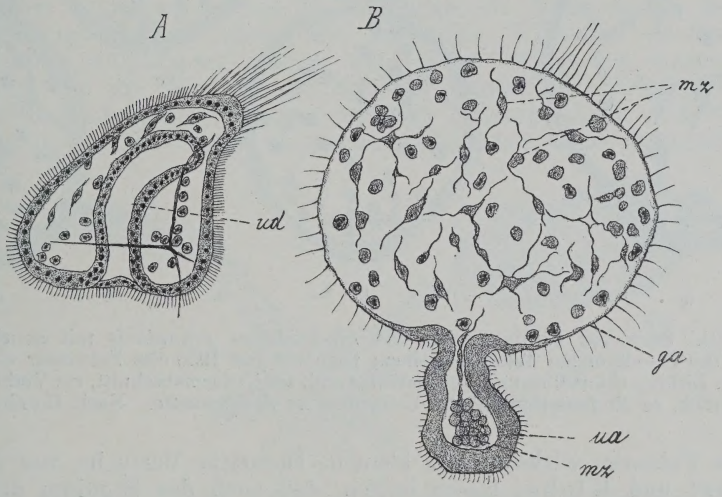


Abb. 493. A Normale Gastrula von *Echinus microtuberculatus*; B Exogastrula von *Sphaerechinus granularis* aus einer Lithiumkultur. *ga* Gastrulaabschnitt, *mz* Mesenchymzellen, *ua* Urdarmabschnitt, *ud* Urdarm. Nach Herbst.

der Urdarm nach außen statt nach innen wächst und es entstehen sogenannte Exogastrulae (Abb. 493). Doch ist das keine spezifische Wirkung des Lithiums; sie kann auch durch andere Mittel, wie z. B. Wärme, erzeugt werden. Dagegen ist für Lithium charakteristisch die Vergrößerung der Entodermbildungszone; dadurch wird der Anteil des Ektoderms verkleinert, so daß keine Gastrulation mehr erfolgen kann. Die Abbildungen (Abb. 494) lassen dies klar erkennen. Im Gegensatz zu den Folgen des Fehlens des SO_4-Ions bei gleichzeitiger Erhöhung des Ca-Gehaltes erfolgt also unter dem Einfluß des Li eine Entodermisierung präsumptiven Ektoderms.

In diesem Zusammenhange sei nochmals hingewiesen auf die weitgehende Abhängigkeit der definitiven Formen der einzelnen Modifikationen von *Artemia salina* in Salzlösungen verschiedener Konzentration (s. S. 515, Abb. 422). Auch die früher geschilderten Versuche von Klebs, in denen die geschlechtliche Fortpflanzung, selbst die von Blüten-

pflanzen, durch äußere Faktoren ausgelöst wurde, zeigen in gleicher Weise, daß so spezifische Formbildungsprozesse, wie sie bei der Ausbildung der Blüten uns entgegentreten, nicht nur rein auf den spezifischen Innenwirkungen des Systems beruhen, sondern daß hierbei auch

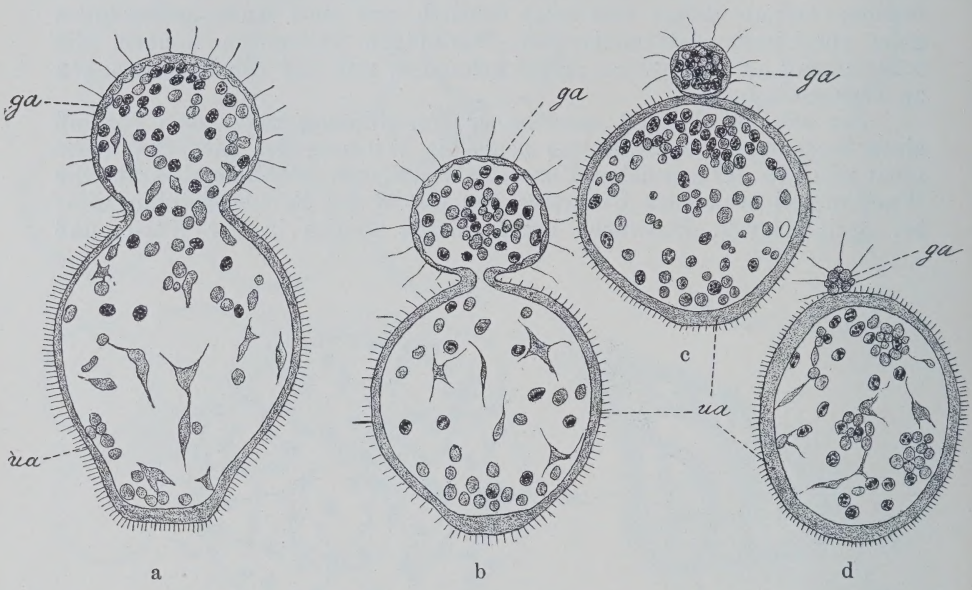


Abb. 494. Serie von Lithiumlarven von *Spaerechinus granularis* mit abnehmender Größe des ektodermalen Teiles aus einem Gemisch von 1950 ccm Seewasser + 50 ccm 3,7proz. Lithiumchloridlösung. *ga* Gastrulawand, *ua* Urdarmabschnitt, *vst* Verbindungsstück, *ea* Endausstülpung des Urdarmes, *zr* Zellenrosette. Nach Herbst.

äußere Faktoren wirksam sein können. Derartige Versuche, wie die von Herbst und Klebs, lassen hoffen, daß auch das Studium der Einwirkung der Außenfaktoren bis zu einem gewissen Grad zum Verständnis der Entwicklungsvorgänge beitragen wird.

3. Innere Faktoren der Entwicklung.

Die obige Darstellung des Determinationsproblems ließ uns erkennen, daß zwar die Entwicklung des Keimes als eines Ganzen Selbstdifferenzierung ist, daß aber andererseits mit fortschreitender Entwicklung immer mehr Konstellationen auftreten, die als innere Bedingungen wirksam werden und die entweder ausschließlich oder gemeinsam mit den ursprünglichen Potenzen Ort und Qualität der Organbildung bestimmen. Als determinierende innere Bedingungen haben wir ja schon beim Determinationsproblem in erster Linie die verschiedene Struktur des Eies (Anisotropie und Polarität) kennen gelernt. Es hat sich aber dabei ergeben, daß die Determination von Organen durch die Plasmabeschaffenheit nur relativ ist; sie ist wesentlich davon abhängig, ob andere Teile des Eiprotoplasma gleichzeitig vorhanden sind und auf sie wirken. In derselben Weise werden in den späteren Stadien Zellen oder Zellgruppen, besonders aber bestimmte Organanlagen oder bestimmte Orte im Keim als innere Faktoren wirksam zur Ausbildung von

anderen Organen; die Entwicklung ist in weitgehendem Maße abhängige Differenzierung und Teile des Keimes üben „formative Reize“ im Sinne von Herbst aus, d. h. sie veranlassen und beeinflussen auf eine noch nicht bekannte Weise die Ausbildung von Organen.

a) „Formative Reize“ als Entwicklungsfaktoren.

Wenn wir von „formativen Reizen“ sprechen, so ist mit diesem Begriff der Reizphysiologie hier nur Negatives zum Ausdruck gebracht. Wie bei den Reizerscheinungen wissen wir nichts darüber, welcher Art die Umsätze in den Systemen sind, die sich schließlich in Formbildungen auswirken und erkennbar werden. Man weiß eben nur, daß von einem gewissen Teil des Systems aus in einem anderen Teil desselben eine Formbildung ausgelöst wird; ja wir wissen hier noch weniger wie bei den Reizerscheinungen im engeren Sinne, da auch darüber so gut wie nichts bekannt ist, was für Energien als Reizursachen bei der Formbildung wirksam sind. Die formative Wirkung verschiedener Keimbezirke aufeinander dürfte wohl meist chemischer Natur sein. Nur dort, wo die Wirkung auf direkten Kontakt hin erfolgt, könnte eine mechanische „Reiz“wirkung in Frage kommen. Aber auch hier ist die Beteiligung bestimmter chemischer Substanzen nicht ausgeschlossen,

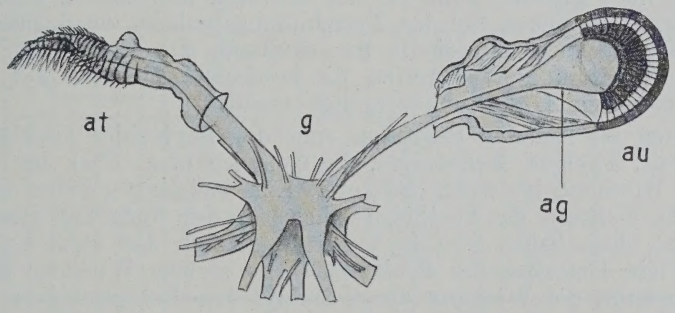


Abb. 495. *Palinurus vulgaris.* Gehirn (*g*), von dem der Sehnerv nach dem Auge (*au*) geht. *ag* Augenganglion; an der linken Seite anstatt des mit dem Augenganglion abgeschnittenen Auges eine Antennula (*at*). Nach Herbst aus Korschelt.

ja vielfach wahrscheinlich. In späteren Entwicklungsstadien macht sich neben chemischen und mechanischen Einwirkungen noch ein Einfluß des Nervensystems für bestimmte Gestaltungsvorgänge geltend. Eines der bekanntesten und klarsten Beispiele eines formativen Reizes für die Ausbildung spezifischer Organe stellt die Linsenbildung im Auge der Amphibien dar. Wie die Experimente von Spemann, Lewis u. a. gezeigt haben, wird bei gewissen Amphibien eine Linse nur dann gebildet, wenn der Augenbecher die Epidermis direkt berührt (s. auch S. 584, Organisator).

Ein weiteres, sehr instruktives Beispiel der Abhängigkeit der Bildung eines Organs vom Vorhandensein eines bestimmten andern, bietet die Regeneration von Augen bei gewissen Krebsen (Herbst). Bei *Palinurus, Palaemon* und anderen Formen sitzen die Augen auf einem kurzen Stiel, in dem auch der dazugehörige Teil des Zentralnervensystems, das Ganglion opticum, liegt. Nach alleiniger Entfernung des Auges wird durch Regeneration ein neues Auge gebildet. Entfernt

man aber zugleich den ganzen Stiel mit dem Ganglion opticum, so unterbleibt die Neubildung des Auges und statt dessen entsteht ein fühlerähnliches Organ, eine Antennula (Abb. 495). Es gehen also vom Ganglion opticum „Bildungsreize" aus, die die Qualität der Neubildung (Auge) bestimmen.

Die Anwesenheit des Nervensystems für die vollständige Durchführung mancher Formbildungen hat sich vor allem bei Regenerationsvorgängen als notwendig erwiesen. So unterbleibt bei Amphibien die Regeneration der Extremität, wenn die nervöse Verbindung des Regenerationsstumpfes mit dem Zentralnervensystem unterbrochen wird, und zwar sind es, wie die Experimente von Schotté gezeigt haben, nur die sympathischen Nerven, denen diese Wirkung zukommt. Der Einfluß des Nervensystems auf gewisse Formbildungen tritt auch in den Versuchen von Dürken und Hamburger an Amphibien zutage. Hier treten Defekte an den Vorderextremitäten auf, wenn Auge oder Mittelhirn zuvor exstirpiert wurde. Abgesehen von den oben erwähnten Versuchen von Herbst ließ sich jedoch bis jetzt nie nachweisen, daß das Nervensystem die Art des Geschehens bestimmt.

b) Hormone als Entwicklungsfaktoren.

Eine noch größere Rolle als der nervösen Korrelation scheint den sogenannten Hormonen für das Formbildungsproblem zuzukommen. Als Hormone bezeichnet man die in der Blutbahn zirkulierenden Produkte der Drüsen mit innerer Sekretion, die bestimmte Einflüsse auf gewisse Stoffwechsel- und Gestaltungsvorgänge ausüben.

Drüsen mit innerer Sekretion sind die Thyreoidea (Schilddrüse), Hypophysis, Thymus, Nebenniere, die Gonaden u. a. Über den Chemismus der Hormone ist wenig bekannt. Eine Zeitlang glaubte man, die spezifische Wirkung des Schilddrüsenhormons dem Jodgehalt zuschreiben zu können, doch haben weitere Versuche gezeigt, daß auch eiweißfreie und jodfreie Extrakte der Schilddrüse die gleiche Wirkung besitzen: immerhin kann die Wirkung durch Zusatz von Jod gesteigert werden. Während über die Chemie der Hormone kaum genaueres bekannt ist, ist man über ihre Wirkung im Tierkörper besser unterrichtet. Sie machen sich geltend sowohl in funktioneller Hinsicht, vorwiegend in der Beeinflussung und Regulierung von Stoffwechselvorgängen, wie auch in spezifischen Gestaltungsvorgängen. Uns interessiert natürlich hier nur die letztere Art der Wirkung. Dieselbe tritt im Entwicklungsgeschehen zwar vorwiegend in quantitativer Hinsicht zutage, indem bestimmte Organe eine Förderung, andere eine Hemmung usw. erfahren und dadurch die Proportionen zwischen den einzelnen Gliedern des Organismus in mehr oder minder weitgehendem Maße Veränderungen erleiden können, die sich in dem gesamten Habitus desselben ausprägen. Daneben gibt es aber, und das ist für unser Problem besonders wichtig, auch qualitative Wirkungen bestimmter Hormone.

Innersekretorische Drüsen und dementsprechend Hormone sind bisher nur von Wirbeltieren mit Sicherheit bekannt. Bei wirbellosen Tieren und Pflanzen ist ihr Vorhandensein nicht nachgewiesen. Es finden sich zwar auch für sie Angaben, die das Gegenteil behaupten, doch fehlt der wirkliche Nachweis einer lokalisierten Bildung sowie eines Zirkulierens, und es geht nicht an, ohne weiteres jeden unbekannten chemischen Stoff, der im Körper als „formativer Reiz" wirkt, gleich als

Hormon zu bezeichnen. Wir wollen hier zwei Beispiele näher betrachten: die Wirkung der Thyreoidea auf den Ablauf der Metamorphose der Amphibien und die der Geschlechtshormone auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtsorgane. Hormone, die morphogenetisch während der Periode der Entwicklung und Formdifferenzierung wirksam sind, nennt man Harmozone.

1. Harmozone.

Die Metamorphose der Amphibien, die mit dem Übergange von Wasser- zu Landleben erfolgt, ist mit weitgehenden morphologischen und physiologischen Veränderungen der Larven verbunden. Die Kiemen werden rückgebildet, der Ruderschwanz verändert, aber auch der ganze Habitus (speziell die Kopfform) wird ein anderer und auch in den inneren Organen vollziehen sich tiefgreifende Veränderungen. Guder-natsch hat nun gefunden, daß diese Veränderungen der Kaulquappen schon auf einem früheren Entwicklungsstadium erzielt werden können, wenn sie mit Thyroidea gefüttert werden. Dieser Befund ist in weitgehendem Maße bestätigt und ergänzt worden und wir wollen im Anschluß an einen zusammenfassenden Bericht von O. Mangold die

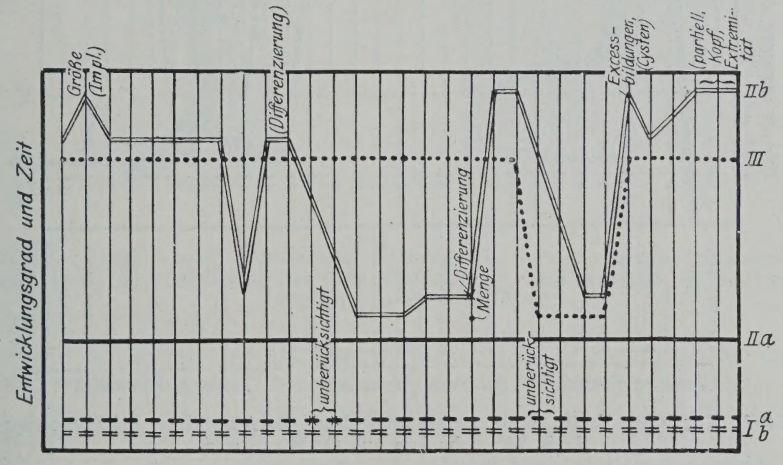


Abb. 496. Kurve zur Erläuterung der Metamorphose der Amphibien bei Athyreose. Nach W. Schulze aus O. Mangold.

Wirkung auf die einzelnen Organe an Hand der beiliegenden Kurven von W. Schulze nach Experimenten an *Rana fusca* und *Bombinator pachypus* näher betrachten.

„Betrachten wir zuerst die Wirkung des vollkommenen Mangels der Thyreoidea infolge Exstirpation (Abb. 496). Zu Beginn der Versuche hatten die Versuchstiere und die Kontrolltiere natürlich gleich hoch differenzierte Organe (Kurve Ia, Ib). Die Kontrolltiere metamorphosierten 5 Wochen nach Versuchsbeginn mit der durch Kurve II angegebenen Differenzierungshöhe und erreichten 14,5 Monate nach Beginn der Versuche die Differenzierungshöhe der Kurve IIIa. In der Entwicklung normal zurück sind periphere Nerven, Sympathicus, Retina und Linse. — Die thyreoideafreien Tieren gingen nicht ans Land, sie wuchsen zu Riesenlarven heran und nach $14^1/_2$ Monaten ergab die

genaue Untersuchung (Kurve IIIa), daß das Darmepithel, innere Kiemen, Lunge, Leber, Pankreas, Gehirn, Rückenmark, Kornea, Sinnesepithel, Hautdrüsen, Epidermis, der larvale Freßapparat und der Schwanz, Larvencharakter behalten hatten, während die übrigen Organe normale Ausbildung zeigten. — Das umgekehrte Ergebnis wurde mit Tieren erzielt, die außer ihrer normalen Thyreoidea noch solche ausgewachsener Tiere homoplastisch implantiert besaßen. Dies zeigt uns die zweite Kurvenzusammenstellung (Abb. 497). Die Kontrollarven hatten zu Ende des Versuchs noch nicht metamorphosiert, ihre Differenzierungshöhe soll in Kurve IIa angedeutet sein. Die Versuchstiere waren alle an Land gegangen und hatten die durch Kurve IIb verzeichnete Differenzierungshöhe erreicht. Diese Kurve deckt sich aber nicht mit der Kurve eines normal metamorphosierten Kontrolltieres (III). In der Entwicklung stark gefördert sind: Darmepithel, Thyreoidea, Thymus, Hypo-

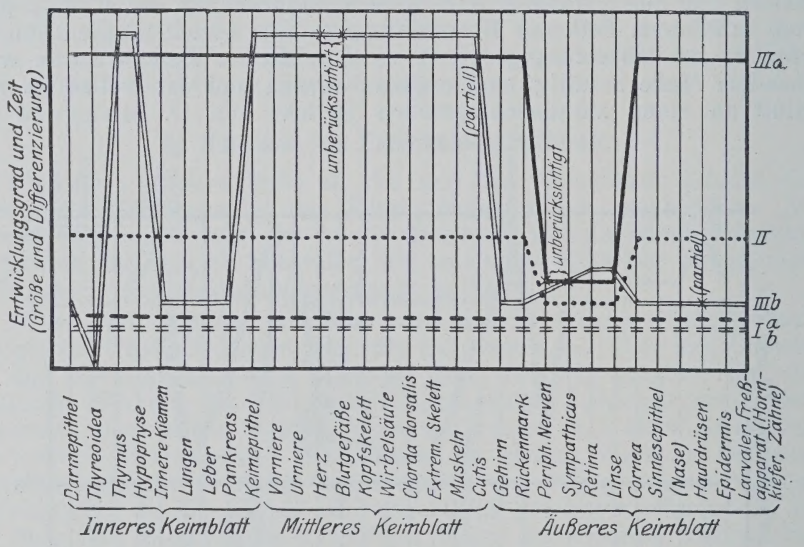
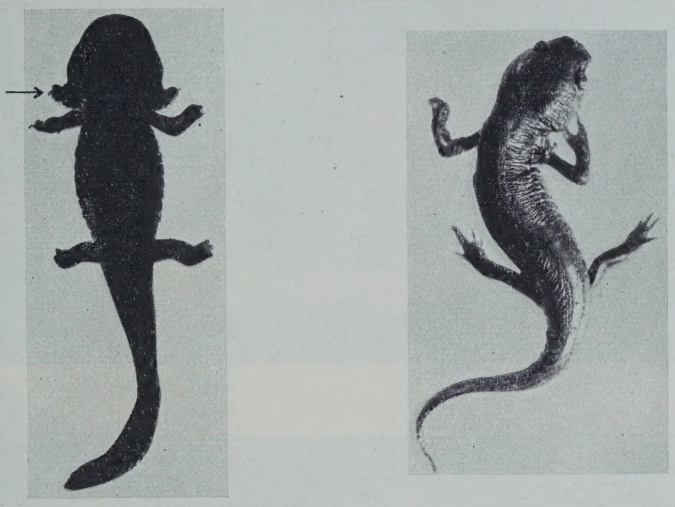


Abb. 497. Kurve zur Erläuterung der Metamorphose der Amphibien bei Hyperthyreose. Nach W. Schulze aus O. Mangold.

physe, innere Kiemen, Lungen, Leber, Pankreas, Vorniere, Urniere, Gehirn, Rückenmark, Cornea, Sinnesepithel, Hautdrüse, Epidermis, Freßapparat, das übrige ist annähernd normal, d. h. entspricht dem Zustande, wie er bei den nicht metamorphosierten gleichaltrigen Kontrollarven gefunden wurde. Diejenigen Organe, bzw. Gewebe, die bei der Athyreose in der Entwicklung gehemmt worden waren, sind bei der Hyperthyreose gefördert worden. Roh läßt sich sagen, daß dem Einflusse der Thyreoidea die ektodermalen und entodermalen Gewebe unterstehen. Die beeinflußten Organe sind diejenigen, die durch den Milieuwechsel am meisten betroffen werden: die Organe der Oberfläche, der Nahrungsaufnahme und der Verdauung. Die Thyreoidea wirkt also selektiv."

In sehr demonstrativer Weise zeigt sich die Wirkung der Schilddrüsenhormone auf die Amphibienentwicklung bei dem mexikanischen Axolotl *Amblystoma*. Der Axolotl ist bekanntlich ein neotenisches urodeles Amphibium, das seine Metamorphose normalerweise nicht durch-

macht, sondern zeitlebens im Wasser bleibt, die larvalen Organe beibehält und in diesem Zustand zu einem geschlechtsreifen großen Tier heranwächst. Es beruht das offenbar auf einer Verkümmerung der Schilddrüsen. Wenn man nun junge Axolotllarven (oder auch etwas ältere Tiere) mit Thyreoidea füttert, so machen sie in kurzer Zeit die normale Amphibienmetamorphose durch und verwandeln sich in einen landbewohnenden „Salamander". Die Abbildung 498 zeigt zwei gleich-



a b

Abb. 498. Junge Axolotl *Amblystoma tigrinum*. a Normal neotenischer Axolotl mit Kiemen usw.; b gleichaltriges Tier nach Verfütterung von Thyreoidea, metamophosiert. Original von Prof. Jollos.

altrige Axolotl, der eine als dauernd neotenische Wasserform, der andere nach Verfütterung von Thyreoidea als metamorphosierte Landform.

Von Interesse ist die Feststellung, daß das Schilddrüsenhormon unmittelbar wirkt, nicht etwa mittelbar über das Nervensystem, denn nervenlose Extremitätenknospen auf Larven transplantiert machen nach Fütterung mit Thyreoideasubstanz trotz der mangelnden Innervation die beschleunigte Metamorphose mit (Romeis).

2. Geschlechtshormone.

Die spezifische Wirkung der Geschlechtshormone (neben einer allgemeinen Wirkung auf Wachstum usw.) tritt viel sinnfälliger in Erscheinung als die der Harmozone, indem in vielen Fällen die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale von ihrer Einwirkung nicht nur abhängig ist, sondern direkt durch sie induziert wird. Die Anwendung zweier Experimentalmethoden, der Kastration und der Transplantation der Gonaden, haben in den beiden letzten Jahrzehnten ein großes Material von Einzelerfahrungen über die Wirkung der Geschlechtshormone erbracht. Die Einzelergebnisse dieser Versuche sind zwar wegen der Komplexheit der hier vorliegenden Phänomene nicht immer richtig gewertet worden, und lassen auch vielfach keine eindeutige Beurteilung

zu. In einzelnen Fällen haben die Versuche aber doch klare, unzweideutige Resultate ergeben, und an Hand der Schilderung einiger derartiger Versuche wollen wir die Wirkung der Sexualhormone im folgenden etwas näher kennen lernen.

Es war schon lange bekannt, daß bei kastrierten Säugetieren die normale Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale auf dem

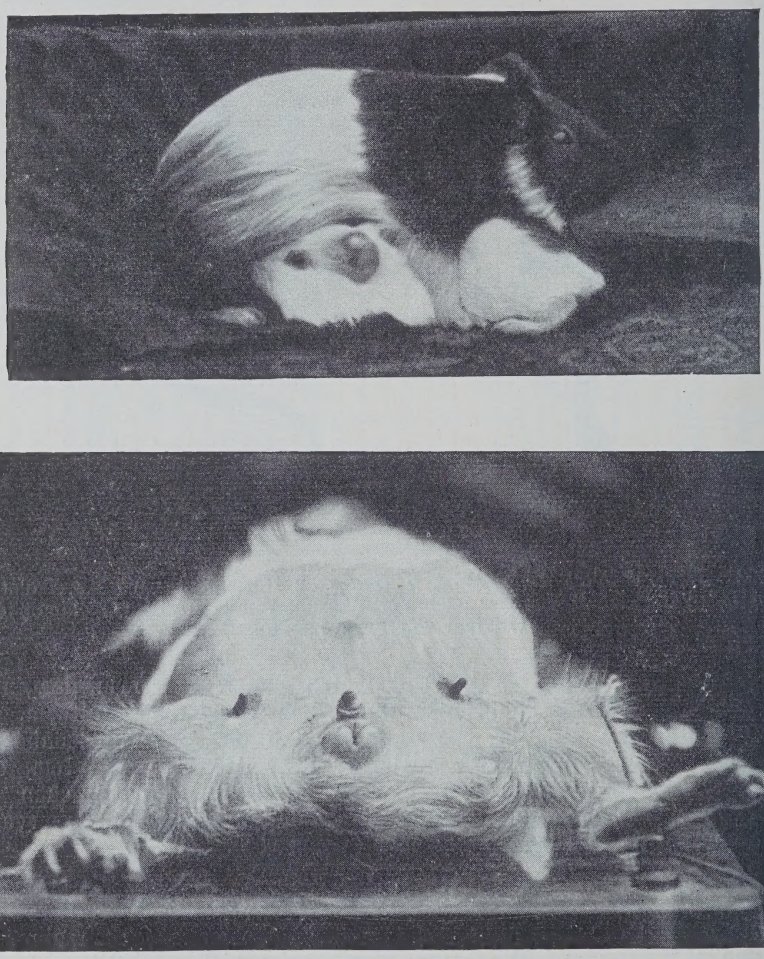


Abb. 499. Feminiertes männliches Meerschweinchen; oben säugend, unten Demonstration der Zitzen. Nach Steinach aus Goldschmidt.

Stadium stehen bleibt, in dem sie sich befunden haben, als das betreffende Tier kastriert wurde. Für die völlige Ausbildung der Sexualmerkmale sind also die spezifischen Hormone der Gonaden notwendig. Welche histologischen Elemente der Gonaden (die Keimzellen selbst oder die interstitiellen Zellen) die Sexualhormone produzieren, ist noch umstritten. Doch ist sie eine Nebenfrage, die an dem Hauptergebnis,

der Abhängigkeit der Ausbildung der sekundären Sexualcharaktere von den Sexualhormonen nichts zu ändern vermag.

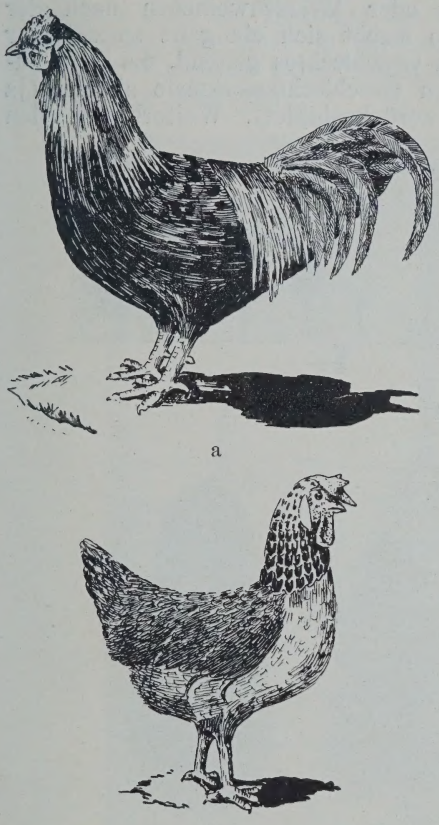


Abb. 500.

Abb. 500. a Kastrierter Leghornhahn oder Henne mit vollem Hahnengefieder (Kapaun); b normale Leghornhenne; c normaler Leghornhahn. Nach Pézard.

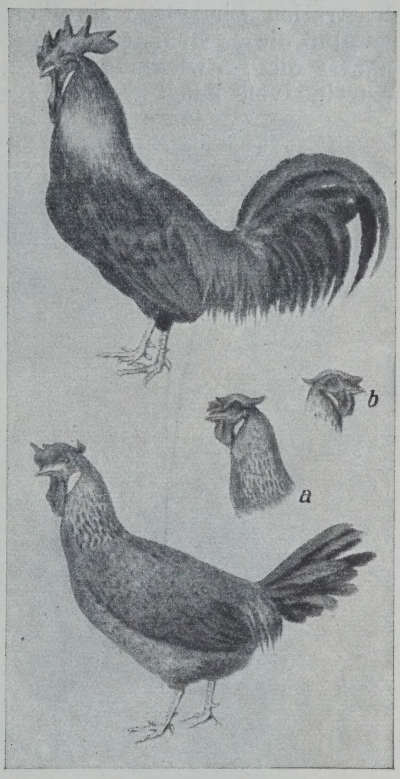
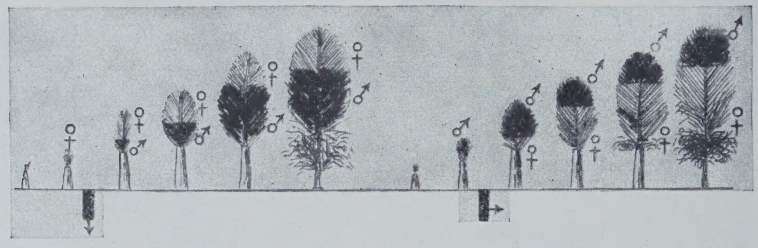


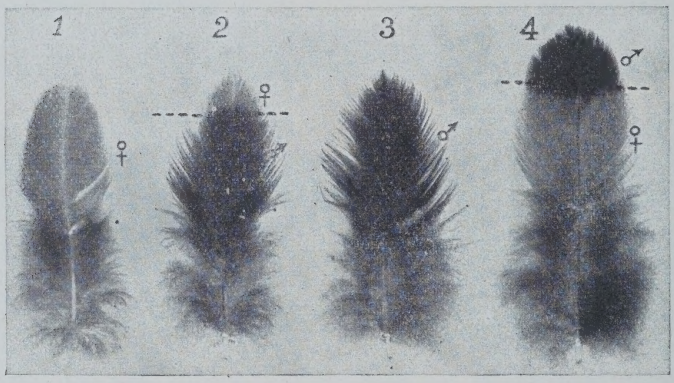
Abb. 501.

Abb. 501. Feminierung eines erwachsenen Hahnes (Leghorn). Unten der feminierte, erwachsene Hahn, Bruder des normalen Hahnes (oben) beim Abschluß der Entfaltung der Feminierung. Zum Vergleich dienen die abgebildeten Köpfe einer normalen Henne a und b. Nach Pézard, Sand und Caridroit.

Noch eindringlicher als die Kastrationsversuche zeigen dies die Transplantationsversuche. Wenn man, wie das Steinach u. a. getan haben, jungen männlichen Ratten oder Meerschweinchen nach der Kastration Eierstöcke einpflanzt, so macht sich ein ganz spezifischer Einfluß dieser Gonaden des anderen Geschlechtes geltend. Es wird zunächst die Entwicklung der äußeren Geschlechtsmerkmale sistiert (ja einzelne von ihnen werden direkt zurückgebildet). Weiterhin werden



I



II

Abb. 502. I. Fragmentäre zweigeteilte hormonale Intersexualität. Ein Phänomen, das bei Goldleghornhennen an der fahlgelben Brust erreicht wurde. Die korrespondierenden Federn des Hahnes sind schwarz. — Führt man die Ovariektomie bei Hennen während der Mauser aus, so bleiben die schon angelegten Federn fahlgelb. Die Federn, die nach der Operation sprossen, werden schwarz (Nr. 2); die Federn, die nach der Ovariektomie entstehen, sind schwarz (Nr. 3). — Transplantiert man wieder später ein Ovarium, so nimmt das Gefieder wieder ein weibliches Aussehen an (Nr. 4). Alles geschieht durch das sofortige Einsetzen der Hormonwirkung. — II. Brustfedern (♀ Goldleghornrasse). 4 Federn von dem gleichen Tier nach kurz aufeinanderfolgenden Operationen. *1* Normale Henne, *2* zwei geteilte Federn, *3* maskulinierte Feder, *4* Rückkehr zur primären Form. Nach Pézard, Sand und Caridroit.

aber nicht nur weibliche Geschlechtsmerkmale bei männlichen Tieren zur Ausbildung gebracht, sondern bestimmte Sexualorgane, die zur Zeit der Operation noch entwicklungsfähig sind, entwickeln sich nun in weiblicher Richtung. Auf diese Weise gelingt es, „feminierte" Männchen zu erzielen, die nicht nur in Körpergestalt, Knochenbau, Behaarung usw. den Weibchen gleichen, sondern auch typische weibliche Geschlechtsorgane, wie Milchdrüsen, Zitzen, ganz in der Weise der normalen Weibchen ausbilden und sogar Milch absondern (Abb. 499).

Gleichzeitig mit diesen morphologischen und stoffwechselphysiologischen Merkmalen des entgegengesetzten Geschlechtes erlangen die feminierten Männchen auch die Instinkte des weiblichen Geschlechtes. Diese Versuche ließen sich auch in der umgekehrten Weise ausführen, indem kastrierte Weibchen nach Transplantation von Hoden eine männliche Entwicklung eingingen.

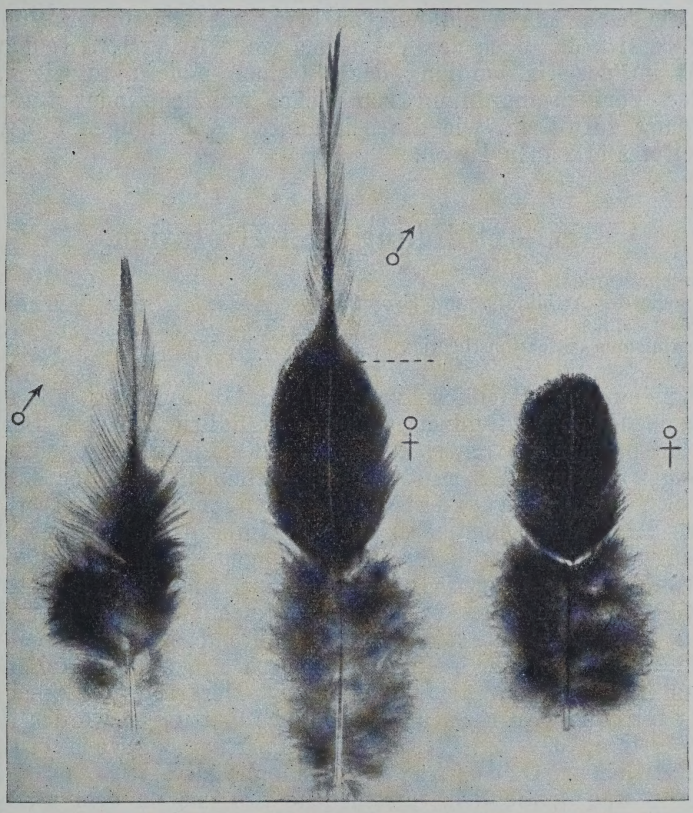


Abb. 503. Fragmentäre hormonale Intersexualität. Links Lanzettfeder eines Hahnes zugespitzt, orangefarben. Rechts entsprechende Feder eines Huhnes abgerundet, grauschwarz mit feinen gelben Punkten. In der Mitte bizarre intersexuelle Lanzettfeder eines Hahnes, die nach Kastration des Tieres mit darauffolgender Ovarienimplantation ihren Wuchs in Form und Farbe wie eine Hühnerfeder fortsetzt, nämlich zugespitzt orangegefärbt, in ihrem äußersten ursprünglichen Halbteil an der scharfen Übergangsstelle (vom Momente der Operation) beinahe zusammengeschweißt mit dem weiblichen Teil, gelb gesprenkelt wie die Feder rechts. Nach Pézard, Sand und Caridroit.

Sehr instruktive Ergebnisse über die Wirkung der Sexualhormone liegen auch für Vögel, speziell Hühner vor. Kastrierte Hähne wie Hennen zeigen Hahnengefieder. Der Hahn behält also nach Kastration sein Federkleid, während das kastrierte Huhn nach der Mauser eine männliche Befiederung erlangt. Dagegen bildet der kastrierte Hahn Kamm und Sporen zurück, gleicht also in dieser Hinsicht den Hennen (Abb. 500). Gonadenlose Hühner und Hähne haben mithin gleiches Aussehen, sie zeigen, wie man sich ausgedrückt hat, den Charakter

einer indifferenten oder asexuellen Spezies form (Tandler und Groß, Zawadowski u. a.). Durch Einpflanzung von männlichen oder weiblichen Gonaden können aber jeder Zeit die spezifischen sekundären Geschlechtscharaktere zur Entwicklung gebracht werden, so daß z. B. ein ursprünglicher Hahn schließlich völlig das Aussehen eines Huhnes erlangt (Abb. 501). Der Experimentator hat es ganz in der Hand, durch die verschiedenen Hormonwirkungen die einzelnen Merkmale zur Ausbildung zu bringen. In besonders sinnfälliger Weise läßt sich das nach den Versuchen von Pézard, Sand und Caridroit an der Umwandlung der einzelnen Federn aufzeigen, die je nach der Versuchsanordnung männliche, weibliche oder intersexuelle Ausprägung aufweisen, wie die beigefügten Abbildungen 502 und 503 ohne weiteres erkennen lassen.

E. Artbildung und Evolution.

1. Deszendenztheorie.
2. Physiologie der Artbildung und Evolution.
   a) Lamarckismus.
   b) Darwinismus (Selektionstheorie).

Schon eine oberflächliche vergleichende Betrachtung läßt erkennen, daß Summen von Individuen (selbstverständlich nur bei Berücksichtigung entsprechender Entwicklungsstadien und unter gleichen Außenbedingungen) mehr oder minder übereinstimmen. Man bezeichnet sie als Arten (resp. Unterarten, Rassen, reine Linien) und es läßt sich leicht feststellen, daß die ungeschlechtlich wie geschlechtlich erzeugten Nachkommen dieser Individuengemeinschaften wiederum in ihren Merkmalen mit den Eltern übereinstimmen. Eine Betrachtung verschiedener Arten lehrt weiter, daß manche Gruppen von Arten in gewissen Merkmalen übereinstimmen, während sie gegenüber anderen Gruppen, mit denen sie gleichfalls gewisse Eigentümlichkeiten gemein haben, stärkere Unterschiede aufweisen. Derartige Gruppen werden dann als Gattungen bezeichnet. Ähnliche Gattungen werden nach dem gleichen Prinzip der vergleichenden Betrachtung zu Familien, ähnliche Familien zu Ordnungen, Ordnungen zu Klassen, Klassen zu Stämmen und schließlich verschiedene Stämme zu dem Tierreich, dem Pflanzenreich und dem Protistenreich zusammengefaßt. Auf diese Weise, d. h. mittels der Methode der vergleichenden Morphologie, ist die wissenschaftliche Systematik der Tiere und Pflanzen zur Ausbildung gelangt, welche in die zunächst überwältigende Mannigfaltigkeit der einzelnen Lebewesen Ordnung und System gebracht hat.

Die hier zur Anwendung kommende Methode der vergleichenden Morphologie besteht darin, daß man durch Aufsuchen und Vergleichen von Organen und Organgruppen vom gleichen „Bauplan“ oder „Typus“ ein Verhältnis abgestufter Ähnlichkeiten (Typenverwandtschaften) feststellt. Organe und Organteile, die sich trotz aller Verschiedenheit im enzelnen als dem gleichen Typus angehörig oder typenverwandt nachweisen lassen, nennt man homologe Organe. So erkennt die vergleichende Morphologie die Kiemenbögen der Fische in bestimmten Knochen des Schädels bei anderen Wirbeltiergruppen wieder oder sie stellt als „typisch“ für alle Chordaten von *Amphioxus* bis zum

Menschen das Vorhandensein von Achsenorganen (Achsenskelett und Zentralnervensystem) fest. Während die Ausbildung dieser Organe bei den genannten Formen nur schwer erkennen läßt, daß sie dem gleichen Typus zuzurechnen sind (einfache, zellige Chorda und darüberliegendes einfaches Rückenmarksrohr beim *Amphioxus*, knöcherne, gegliederte Wirbelsäule mit von ihr umschlossenem Rückenmark, sowie kompliziertes Gehirn und Schädel beim Menschen), weisen die dazwischen stehenden Wirbeltiergruppen verschiedene Stufen der Ausbildung der Achsenorgane auf, die gradweise zwischen den Extremen vermitteln und daher auch die Typenverwandtschaft und Homologie der extremen Glieder sicherstellen.

Die mittels dieser Methode erzielte Ordnung, dieses System, hat somit nicht nur den Wert und die Bedeutung eines mehr oder minder guten Katalogs, der nach irgendwelchen äußerlichen Prinzipien eine Summe von Mannigfaltigkeiten ordnet, katalogisiert, es ist kein künstliches System, sondern ein natürliches, weil die gesamte Mannigfaltigkeit der Lebewesen in logischer Weise auf eine in ihnen selbst liegende Ordnung zurückgeführt wird. Das gilt nicht nur für die neueren natürlichen Systeme des Tier- und Pflanzenreiches, die nach der Herrschaft der Deszendenztheorie auch vielfach als phylogenetische bezeichnet werden, sondern in gleicher Weise auch schon für die älteren, unvollkommeneren Systeme (wie das Linnésche), die von den neuen Phylogenetikern meist als künstliche Systeme bezeichnet werden. Doch ist auch das sogenannte künstliche System Linnés nach der ihm zugrunde liegenden Methode ein natürliches System, nur entsprechend den geringeren Kenntnissen der Zeit von größerer Unvollkommenheit. Die heutigen natürlichen Systeme sind jedenfalls auf keinem anderen Wege und mit keiner anderen Methode zustande gekommen und weisen trotz ihrer größeren „Natürlichkeit“ ebenfalls noch Unvollkommenheiten und Mängel auf. In all den Systemen, auch den sogenannten künstlichen, gibt sich eine, wenn auch noch unvollständige, nicht im einzelnen erkannte, so doch unzweideutige Gesetzlichkeit zu erkennen, was ja gerade die Möglichkeit eines logischen, „natürlichen“ Systems erweist.

Es ist nun eine bekannte Tatsache, daß die einzelnen Individuen stets nur auf dem Wege der ungeschlechtlichen oder geschlechtlichen Fortpflanzung von Individuen der gleichen oder doch sehr ähnlicher Arten (Unterarten, Rassen) entstehen, während zwischen Individuen verschiedener Arten (wenigstens in der Regel), Gattungen usw. ein genetischer Zusammenhang nicht zu beobachten ist. Es erhob sich daher schon früh die Frage nach dem Zustandekommen der Verschiedenheit der Arten und höheren Glieder des Systems, meist kurz als Frage nach der Entstehung der Arten bezeichnet. Nach dem Schöpfungsglauben sind die verschiedenen Arten vom Beginn der Schöpfung an einfach in ihrer ganzen Mannigfaltigkeit unwandelbar und unveränderlich gegeben. Hier wird also von vornherein auf jede naturwissenschaftliche Erklärbarkeit verzichtet. Demgegenüber haben schon im Altertum einzelne Philosophen, sowie im 18. und Beginn des 19. Jahrhunderts Philosophen wie Naturforscher (ich nenne nur Kant, Lyell, Lamarck, Geoffroy St. Hilaire) die Vorstellung entwickelt, daß die Arten nicht etwas Unveränderliches und somit naturwissenschaftlich Unerklärbares darstellten, sondern daß sie durch Umwandlung aus ein-

ander hervorgegangen wären, indem sich die komplizierteren Organismen im Laufe der Erdgeschichte aus einfacheren entwickelt hätten. Dieser Vorstellung hat aber erst Charles Darwin durch die Zusammentragung eines umfassenden Beweismaterials, das er noch dadurch besonders eindrucksvoll gestaltete, daß er zugleich eine wohlüberlegte Hypothese über die Ursachen der Umwandlung der Arten aufstellte und ebenfalls durch reichliches Beweismaterial zu begründen suchte, zur allgemeinen Anerkennung verholfen.

Da die Abstammungslehre oder Deszendenztheorie die heute lebenden Arten als das Ergebnis einer historischen Entwicklung erklärte, die sich vorwiegend in früheren geologischen Epochen abgespielt habe, glaubten viele Biologen, daß sie erst die Aufstellung eines natürlichen Systems möglich gemacht habe und daß durch sie zugleich die Gesetzlichkeit des natürlichen Systems erklärt sei. Doch liegt wissenschaftlich methodisch die Sachlage gerade umgekehrt, worauf besonders Naef hingewiesen hat. Der logische Zusammenhang zwischen der Gesetzlichkeit, die in der systematischen Morphologie zum Ausdruck kommt und der Abstammungslehre ist der, daß die abgestufte Mannigfaltigkeit in dem Bauplan der verschiedenen Tier- und Pflanzengruppen einen der schwerwiegendsten Beweise für die Richtigkeit der Abstammungslehre darstellt. Falls diese Hypothese bewiesen oder wenigstens wahrscheinlich gemacht werden kann, setzt sie uns natürlich in die Lage, die objektiv gegebene, aber zunächst unverstandene Gesetzlichkeit des natürlichen Systems wenigstens teilweise zu verstehen und zu erklären, und zwar dadurch, daß sie die feststellbare „Formverwandtschaft“ (Ähnlichkeit der systematischen Gruppen) als Ausdruck einer realen historischen „Stammesverwandtschaft“ deutet, also die Ähnlichkeit formverwandter Arten darauf zurückführt, daß sie von gleichen Urformen abstammen. Trotzdem ist die Abstammungslehre an sich weit davon entfernt, eine kausale Erklärung der Gesetzlichkeit geben zu können, wie oft in etwas naiver Weise angenommen worden ist. Der Nachweis eines historischen (genetischen) Zusammenhanges ist noch keine kausale Erklärung. Nur eine physiologische, d. h. letztlich experimentelle Untersuchung der Umwandlungen der heute lebenden Arten vermag eine kausale Erklärung zu liefern. Eine solche echte Physiologie der Artbildung hat sich aber nicht nur darauf zu beschränken, die Ursachen und Mittel zu analysieren, die bei der Umwandlung nahestehender Arten wirksam sind, sondern sie sollte auch das noch schwierigere und dunklere Problem enthüllen, wieso innerhalb der Stammesgeschichte die Entwicklung zu immer komplizierteren, spezialisierteren Formen fortschreitet, also wieso die eigentliche Evolution zustande kommt.

Das Problem der Artbildung und Evolution zerfällt also in zwei verschiedene Problemkreise: 1. die Frage nach der Gültigkeit der Deszendenztheorie, die Frage nach den Beweisen, die für ihre Richtigkeit oder Wahrscheinlichkeit sprechen, und 2. die Frage nach der Physiologie der Artbildung und Evolution. Letztere gliedert sich wiederum in die Frage nach den Ursachen und Mitteln, welche die Umwandlung der einzelnen Arten bewirkten und bewirken, sowie in die Fragen nach den Ursachen der eigentlichen Evolution, die Frage nach der in dem natürlichen System und der systematischen Morphologie zutage tretenden Gesetzlichkeit mit all den zugleich mit ihr verbundenen, zweckmäßig erscheinenden morphologischen und physiologischen Anpassungen.

1. Deszendenztheorie.

Die Deszendenztheorie oder Abstammungslehre ist eine historische Theorie, welche die heute bestehende Formenmannigfaltigkeit der Lebewesen als das Ergebnis einer historischen Entwicklung auffaßt, durch die aus wenigen einfach organisierten Lebewesen die komplizierteren entstanden sind. Der Verlauf dieser Entwicklung läßt sich in Form eines komplizierten, vielfach verästelten Stammbaumes darstellen, von dem einzelne Äste unverzweigt aus alten geologischen Epochen bis in die Neuzeit reichen, während die meisten Endglieder erst aus reichlichen Verzweigungen in jüngeren Epochen hervorgegangen sind. Falls daher genügend historische „Urkunden" in Form von Resten aus-

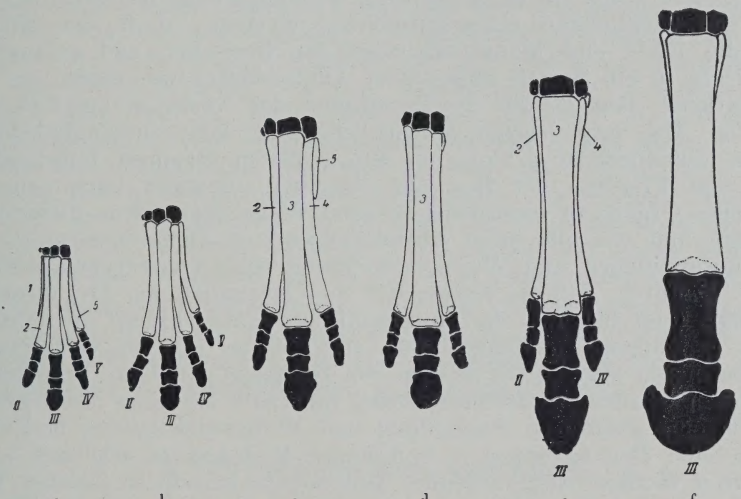


Abb. 504. Stammesgeschichtliche Entwicklung der Pferdehand während der Tertiärzeit. a + *Eohippus* (unteres Eozän); b + *Orohippus* (mittleres Eozän); c + *Mesohippus* (unteres Oligozän); d + *Miohippus* (oberes Oligozän); e + *Hipparion* (Pliozän); f *Equus* (Pliozän bis heute). a—d in Nordamerika, e von dort über Asien nach Europa eingewandert. Zum Teil nach Abel aus Kühn.

gestorbener Tier- und Pflanzenarten in den aufeinanderfolgenden geologischen Epochen (Ablagerungsschichten) vorhanden wären, auf Grund deren die zeitliche Entwicklung der komplizierten Stammbäume wenigstens annähernd lückenlos festgestellt, eine mehr oder minder vollständige Stammesgeschichte oder Phylogenie konstruiert werden könnte, ließe sich die Abstammungslehre auch ohne direkte Zeugen oder Zeugenangaben der historischen Umwandlung mit genügender Sicherheit beweisen. Leider sind, wie bekannt, die historischen Urkunden aber äußerst lückenhaft, vor allem fehlen fast alle Zwischenformen zwischen den einzelnen Stämmen, ja vielfach auch zwischen Klassen und Ordnungen usw. Immerhin liegen speziell für die Entwicklung der Wirbeltiere reichlich fossile Befunde vor, welche die vergleichend morphologisch gewonnenen Anschauungen der Formverwandtschaft in ihrer Deutung als Stammesverwandtschaft weitgehend stützen und zu ergänzen vermögen; ja für einige kleinere Gruppen, wie gewisse Schnecken-

arten, die Familie der Elefanten, die Wale und für die Familie der Pferde läßt sich die historische Stammesgeschichte fast lückenlos feststellen (Abb. 504). Doch es soll die Darstellung paläontologischer Befunde im einzelnen nicht unsere Aufgabe sein und wir begnügen uns mit dem kurzen Hinweis auf den tatsächlichen Nachweis derartiger zeitlicher Reihen. Solche Befunde haben natürlich als schwerwiegende Beweise zu gunsten der Deszendenztheorie zu gelten, auch wenn die Lückenhaftigkeit der Urkunden es unmöglich macht, vollständige Stammbäume des Tier- und Pflanzenreichs aufzustellen.

In Anbetracht der Lückenhaftigkeit der historischen Urkunden liefert die vergleichende Morphologie die zwingenden Beweise für die Deszendenztheorie, denen aber nur der Wert von Indizienbeweisen zukommt. Wie schon in der Einleitung hervorgehoben, ist allein die Tatsache der Möglichkeit eines natürlichen Systems, d. h. der Möglichkeit, die Fülle und Mannigfaltigkeit der tierischen und pflanzlichen Lebewesen in ein System abgestufter Ähnlichkeiten zu ordnen, als einer der stärksten Beweise für die Richtigkeit der Abstammungslehre anzusprechen. Die vergleichende Morphologie zeigt aufs eindringlichste, wie in den verschiedensten kleineren wie größeren Gruppen formähnlicher Tiere und Pflanzen der Bau der einzelnen, einander entsprechenden, homologen Organe in verschiedenartigster Weise abgeändert, differenziert erscheint und wie alle diese Abänderungen und Differenzierungen sich als Umwandlungen und Weiterentwicklung eines Grundtypus auffassen lassen. Dadurch, daß die Systematik die Gesamtheit der Organisationsmerkmale (einschließlich der ontogenetischen Entwicklung) der einzelnen Arten, Gattungen, Ordnungen usw. vergleichend betrachtet, vermag sie dieselbe in ein abgestuftes System von Gruppen und Untergruppen verschiedenen Grades einzuordnen, wobei innerhalb einzelner Untergruppen vielfach eine gradweise Ausbildung und Weiterentwicklung bestimmter Organe oder Organgruppen in bestimmter Richtung zu erkennen ist.

Diese Methode vergleichender Morphologie bezieht in gleicher Weise auch die fossilen Vertreter der verschiedenen Gruppen in ihre Betrachtung ein, wobei die zeitliche Aufeinanderfolge der Formen in aufeinanderliegenden geologischen Schichten, wie schon erwähnt, die Ausdeutung der Formenähnlichkeit als Abstammungsverwandtschaft natürlich in hohem Maße unterstützt und sichert. Trotzdem ist und bleibt methodisch der Nachweis der Formenverwandtschaft der heute lebenden (rezenten) Organismen das wissenschaftlich Primäre und liefert zugleich das wichtigste Beweismaterial für die Wahrscheinlichkeit der Abstammungslehre.

Derartige Beweise der systematischen Morphologie sollen nicht im einzelnen hier ausgeführt werden. Sie finden sich in jeder Darstellung der Morphologie der Tiere und Pflanzen. Es sei nur noch hervorgehoben, daß unter den vielen Indizienbeweisen der vergleichenden Morphologie den rudimentären Organen und gewissen embryologischen Erscheinungen, die vielfach mit dem nicht gerade sehr glücklich gewählten Ausdruck „biogenetisches Grundgesetz“ zusammengefaßt werden (von einem allgemeinen Gesetz kann hier gar keine Rede sein), eine besondere Bedeutung zukommt. Rudimentäre Organe sind Organe, die nicht mehr funktionieren und Rückbildungserscheinungen aufweisen. Trotzdem sie für die betreffenden Arten nicht notwendig sind, werden sie in typischer Weise (nur reduziert) ausgebildet wie bei den formverwandten Arten, bei denen sie

gut ausgebildet und voll tätig sind. Die Ausbildung nicht funktionierender Organe wäre an sich ganz unverständlich. Durch die Abstammungslehre finden sie ihre Erklärung als Reminiszenzen der Abstammung der betreffenden Formen. Als derartige phylogenetische Reminiszenz wird auch das Auftreten von Organen in der ontogenetischen Entwicklung (resp. ganzer Entwicklungsstadien) gedeutet, die später wieder rückgebildet werden und für die Ausgestaltung der Endstadien an sich überflüssig wären (z. B. Kiemenspalten bei Embryonen von Säugetieren). Es werden hier also Organisationsmerkmale phylogenetisch älterer Tier- und Pflanzentypen in der Ontogenese jüngerer Typen rekapituliert, eine Erscheinung, die auch nur auf Grund der Abstammungslehre gedeutet werden kann.

Schließlich liefert die Verbreitung der Tiere und Pflanzen eine Fülle von höchst sonderbaren Feststellungen, die uns an sich völlig rätselhaft, ja widersinnig erscheinen, die aber durch die Abstammungslehre im Zusammenhang mit den Ergebnissen der Geographie und Geologie ohne weiteres verständlich werden. Es sei z. B. nur erinnert an die außerordentliche Verschiedenheit der Fauna und Flora in Nordamerika und Südamerika, während die von Nordamerika und Asien resp. von Europa weitgehend übereinstimmen. Die Geologie lehrt nun, daß Süd- und Nordamerika bis zu Ende der Miocänzeit durch Meere getrennt waren, während zwischen Nordamerika und Asien wohl noch in der jüngsten Tertiärzeit, im Pliocän, eine Landverbindung bestand.

Das gesamte Beweismaterial, das die vergleichende Morphologie, Paläontologie, sowie die Tier- und Pflanzengeographie liefern, ist derart umfassend und überzeugend, daß der Deszendenztheorie eine an Sicherheit grenzende Wahrscheinlichkeit zugeschrieben werden kann.

2. Physiologie der Artbildung.

Über die Physiologie der Entstehung und Umwandlung der Arten und das Zustandekommen der eigentlichen Evolution liegen hauptsächlich zwei Theorien (in verschiedenen Variationen) vor, die nach dem Namen ihrer Begründer als Lamarckismus und Darwinismus (Selektionstheorie) bezeichnet werden. Für und gegen diese beiden Theorien sind in den letzten 50 Jahren heftige Kämpfe ausgefochten worden und noch heute stehen sich die Gegner meist schroff gegenüber. Jahrzehntelang wurde die Entscheidung nur auf Grund vergleichender hypothetischer Erwägungen herbeizuführen gesucht ohne ausgedehnte Anwendung experimenteller Methoden. Diesem verwickelten Problem war natürlich auf diesem Wege nicht beizukommen. Erst die experimentelle Erblichkeitslehre hat sichere, experimentell prüfbare Unterlagen zur kritischen Beurteilung der beiden Hypothesen geliefert, die aber zunächst beiden Hypothesen das Fundament zu entziehen schienen, so daß sie gerade von kritischen Genetikern beide abgelehnt wurden und daß eine gewisse Resignation hinsichtlich der Möglichkeit einer Lösung des Evolutionsproblems Platz griff. Doch hat sich neuerdings die Sachlage wesentlich zugunsten der Darwinschen Selektionstheorie verschoben insofern, als die natürliche Zuchtwahl wenigstens als einer der wichtigen Faktoren der Artumwandlung angesprochen werden kann, wenn auch noch keineswegs zu übersehen ist, ob und inwiefern sie zur Erklärung der eigentlichen Evolution ausreicht.

a) Lamarckismus.

Lamarck führte die Umwandlung der Arten und zugleich die Zweckmäßigkeit in der Ausbildung der Organismen (die Evolution im eigentlichen Sinne) auf die Umwandlungen zurück, die an den einzelnen Individuen im Laufe ihres Lebens in Anpassung an die herrschenden Außenbedingungen auftreten. Wir haben ja an verschiedenen Beispielen (s. Kapitel Fortpflanzung, S. 372f., 389f.; Kapitel Vererbung, S. 515) gesehen, wie tiefgreifend Außeneinflüsse Bau und Funktion der Lebewesen zu modifizieren vermögen. Eine ganze Reihe dieser Modifikationen trägt den Charakter funktioneller Anpassung, d. h. es werden in diesen Fällen Organe, die infolge von Außenbedingungen stärker als sonst in Anspruch genommen werden, derart verändert, daß sie der erhöhten Funktion gewachsen sind. Starker Gebrauch steigert, wie die Erfahrung zeigt, Organe in ihrer Ausbildung, Nichtgebrauch bringt sie zum Verkümmern. Weiterhin sind aber bekanntlich viele Organe in ganz eigentümlicher Weise an ihre Umwelt angepaßt, insofern sie nur unter ganz bestimmten Lebensbedingungen zu existieren vermögen, wie z. B. viele Parasiten an die Lebensweise ihrer Wirte, eine Tatsache, die eine deszendenztheoretische Erklärung direkt herausfordert.

Von diesen Tatsachen ausgehend, stellte sich Lamarck unter der Annahme, daß die funktionellen Anpassungen vererbt werden, vor, daß durch fortgesetzten Gebrauch eine fortgesetzte Steigerung der Ausbildung und Funktion von Organen in bestimmter Richtung im Laufe der Generationen erzielt werden könne und daß auf diese Weise die extremen Anpassungen zustande kämen. Eine Grundvoraussetzung für die Richtigkeit der lamarckistischen Anschauungen bildet die Vererbung der im individuellen Leben vom Soma durch funktionelle Anpassung erworbenen Eigenschaften.

Wenn wir uns nun zur Kritik dieser Anschauungen wenden, so kann zunächst hervorgehoben werden, daß die lamarckistischen Erklärungen, selbst wenn die angenommene Voraussetzung zutreffen sollte, in keiner Weise imstande wären, die gesamte Evolution verständlich zu machen, da es sehr viele Anpassungen gibt, auf die diese Erklärungen nicht anwendbar sind. Das ist z. B. bei den Arbeiterinnen der Bienen der Fall mit ihrem stark spezialisierten, an die verschiedenen Verrichtungen aufs feinste angepaßten Körperbau und mit ihren komplizierten Instinkten. All diese Ausbildungen können ja gar nicht von den Individuen, an denen sie in Erscheinung treten, vererbt werden, weil die Arbeiterinnen sich normalerweise nicht fortpflanzen. Ähnliche Beispiele lassen sich aber in großer Anzahl angeben.

Andererseits muß zugestanden werden, daß viele Anpassungserscheinungen, insbesondere die rudimentären Organe im Tier- und Pflanzenreich durch den Lamarckismus eine einfache Erklärung finden würden, vorausgesetzt, daß es eine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt. Allerdings erhebt sich dann ein weiteres, äußerst schwieriges Problem, nämlich das, wie die in den Organen sich vollziehenden Anpassungen (Modifikationen) auf die Keimzellen übertragen werden können, eine Frage von solcher Undurchsichtigkeit, daß die durch die lamarckistische Erklärung gewonnene Einfachheit wieder in Frage gestellt wird.

Das Wesentlichste aber ist das, daß die eingehenden Erfahrungen der experimentellen Vererbungslehre bisher nicht nur keine Beweise für die Vererbung funktioneller Anpassungen erbracht, sondern im Gegen-

teil ein ungeheures Tatsachenmaterial zutage gefördert haben, das eher dagegen spricht. Es sei nur erinnert an das Konstantbleiben der reinen Linien von Johannsen (s. S. 521) und die Erfahrungen über die Nichterblichkeit der Modifikationen (s. S. 523), vor allen Dingen aber an die Befunde des Mendelismus im engeren Sinne, speziell die weitgehende Unabhängigkeit der in den Chromosomen lokalisierten Gene vom Einfluß der Außenfaktoren. In der einfachen Weise, wie die bisherigen lamarckistischen Theorien die Umwandlung der Arten erklären zu können geglaubt haben, ist dies jedenfalls nicht möglich, so daß diese Anschauungen wenigstens in der vorliegenden Form abzulehnen sind. Ob und inwieweit nicht doch Einwirkungen der Außenwelt auf dem Wege über das Protoplasma der Keimzellen auch Gene umzuwandeln vermögen und so wenigstens in gewissem Sinne lamarckistische Prinzipien zur Geltung kämen, das muß künftiger Forschung zur Entscheidung vorbehalten bleiben, eine Entscheidung, die natürlich nur auf experimentellem Wege erfolgen kann.

b) Darwinismus (Selektionstheorie).

Darwin ging bei seiner Erklärung der Artbildung von den Erfahrungen der Züchter aus. Die Individuen aller Arten (Rassen) variieren bekanntlich in verschiedenen Richtungen. Der Züchter von Haustieren und Kulturpflanzen wählt aus diesen Varianten Individuen mit Eigenschaften, die ihm erwünscht erscheinen, zur Weiterzucht aus, während er die anderen Individuen von der Fortpflanzung ausschließt. Er treibt also Zuchtwahl oder Selektion. Der Züchter wählt dann unter den Nachkommen dieser ausgewählten Individuen wiederum nur jene zur Weiterzucht, die die gewünschten Eigenschaften aufweisen, und sucht so durch fortgesetzte Selektion" von Generation zu Generation eine Steigerung der gewünschten Eigenschaften zu erzielen und erzielt sie ja auch in der Tat vielfach. Da es nun weiterhin eine bekannte Erscheinung ist, daß jedes Lebewesen mehr Nachkommen erzeugt, als erhalten bleiben können, so nahm Darwin an, daß in der freien Natur der „Kampf ums Dasein" die Stelle des auswählenden Züchters ersetze (natürliche Zuchtwahl oder Selektion schlechthin), indem er aus der Überproduktion von Nachkommen diejenigen auslese, die den bestehenden Lebensbedingungen am besten angepaßt seien (Überleben des Passenden). Da die Lebensbedingungen in bestimmten Gebieten in der Regel durch lange Perioden hindurch gleich bleiben, so wäre damit die Möglichkeit einer lange Zeit gleichgerichteten Selektion gegeben und dadurch zugleich im Sinne Darwins eine sich ständig verbessernde Anpassung durch Verstärkung geeigneter Variationen im Laufe der Generationen.

Die Darwinsche Selektionstheorie gründet sich somit auf zwei Voraussetzungen: 1. die Überproduktion von Nachkommen, und 2. das Vorhandensein von richtungslosen, erblichen Variationen. Die erste Voraussetzung ist ohne weiteres gegeben. Wie aber steht es mit der zweiten?

Darwin nahm ohne weitere Prüfung an, daß unter den vielen stets vorhandenen Variationen immer erbliche vorhanden wären. Die Frage, wie solche erbliche Variationen zustande kommen, hat er sich überhaupt nicht gestellt. Man hat daher mit einem gewissen Recht der Darwinschen Selektionstheorie entgegengehalten, daß sie das eigent-

liche Problem der Artbildung, nämlich die Entstehung neuer Varianten, nicht zu erklären vermag, und daß somit gewissermaßen nur sekundäre Entwicklungsschritte durch die Selektion erklärt würden. Das ist in der Tat richtig, aber immerhin würde die Lösung auch dieser sekundären Frage einen erheblichen Fortschritt bedeuten. Aber auch die Voraussetzung hierfür schien zunächst durch die Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre zunichte gemacht. Zeigten doch die Johannsenschen Versuche an reinen Linien, daß bei einer Selektion von Varianten aus einer scheinbar einheitlichen Rasse nur eben reine Linien aus einer Population ausgewählt werden, daß die Selektion innerhalb von reinen Linien aber machtlos ist (s. S. 521). Und die Bastardforschung ergab, daß die Vererbung scheinbar neu entstandener Variationen nur auf der Aufspaltung von Heterozygoten oder auf Neukombinationen beruht.

Wenn auch durch Neukombinationen innerhalb gewisser Grenzen eine große Mannigfaltigkeit von neuen Arten zustande kommen kann, so können die Kombinationen doch nicht das ursprüngliche und ausreichende Material für die natürlichen Selektionsfortschritte darstellen und eine Evolution ermöglichen. Wird doch durch sie, wie wir schon früher sahen (siehe S. 563) nichts wirklich Neues geschaffen, sondern nur Vorhandenes in verschiedenartigster Weise umkombiniert.

Da auch die in den ersten Jahrzehnten der experimentellen Vererbungslehre allein beobachteten größeren Mutationen (die einzigen wirklich erblichen Variationen) nur gelegentlich auftreten und somit nicht als primäres Auslesematerial in Frage zu kommen schienen, so war die große Skepsis der experimentellen Genetiker verständlich.

Gerade die genauere Beschäftigung mit der Vererbung einzelner Arten und Rassen in dem letzten Jahrzehnt hat aber gezeigt, daß die kleinen, vielfach äußerlich schwer feststellbaren Genmutationen recht häufig sind (siehe S. 563), und daß sie wohl genügen können, um als Ausgangsmaterial für die Auslese zu dienen. Eine Anzahl von Experimentalforschern ist daher auch neuerdings mit Entschiedenheit für die Gültigkeit der Selektionstheorie auf dieser Basis eingetreten (Baur, Jollos, Goldschmidt, T. Tammes usw.)[1]).

Man hat zwar dagegen eingewandt, daß die kleinen, kaum auffälligen Mutationen keinen eigentlichen Selektionswert besitzen könnten, da sie ja für die betreffenden Individuen in der Regel völlig „gleichgültig" seien. Selbst wenn das der Fall sein sollte, ist aber leicht einzusehen, daß durch Kombination solcher, an sich wenig bedeutungsvoller Gene mit anderen Genen plötzlich Außeneigenschaften auftreten können, denen ein erheblicher Selektionswert zukommt (vgl. S. 532).

In anderen Fällen kann eine geringfügige Veränderung der Außenbedingungen dahin führen, daß eine vorher belanglose Mutation großen Selektionswert erlangt.

Die Möglichkeit des Einsetzens von Selektionsvorgängen ist also durch das häufige Eintreten der kleinen Mutationen gegeben und somit ein Weg gezeigt, auf dem eine Umwandlung von Arten erfolgen kann und offenbar auch vielfach erfolgt. Es frägt sich aber, ob diese Tatsachen für die Erklärung der oft so komplizierten Anpassungen und der vielfach so gerichtet (orthogenetisch) erscheinenden Entwicklungsreihen ausreichen.

1) Neben den Faktoren- oder Genmutationen kommt den Chromosomen- oder Genommutationen wohl nur in beschränktem Maße eine Bedeutung für die Artentstehung zu (vgl. S. 567).

Vorderhand ist diese Frage zu verneinen. Die vergleichende Betrachtung zeigt zwar, daß in den verschiedenen Tier- und Pflanzengruppen „homologe" Mutationen (siehe S. 564) vorkommen, und diese Erfahrung sowie die beim Vergleich sich aufdrängende Feststellung gerichteter Entwicklungsreihen legt den Gedanken nahe, daß in der Konstitution der Gene gewissermaßen die inneren Bedingungen so beschaffen sind, daß sie nur ganz bestimmte Mutationen zulassen und somit auch fortschreitende Mutationen gleicher Richtung begünstigen. Über die vermutliche innere Konstitution der Gene wissen wir aber zurzeit nichts. Wir wissen auch so gut wie nichts darüber, ob und inwieweit überhaupt mehrere Mutationen in gleicher Richtung aufeinander folgen und so eine bestimmt gerichtete Weiterentwicklung ermöglichen. Auch für die von Goldschmidt neuerdings entwickelten Anschauungen einer quantitativen Variabilität der Gene und die von ihm vertretene Annahme einer fortschreitenden Verschiebbarkeit der eingeschlagenen quantitativen Variationsrichtung unter dem andauernden Einfluß Mutationen hervorrufender Veränderungen der Außenbedingungen fehlen genügende experimentelle Stützen.

Bei der geringen, erst kurze Zeit währenden Bearbeitung, welche die experimentelle Prüfung des Mutationsproblems im allgemeinen und der für die Evolution wichtigsten Frage nach den Weiterentwicklungsmöglichkeiten der Mutationen im besonderen erfahren hat, ist es verständlich, daß hier noch keine zureichende Beantwortung möglich ist. Doch ist zu hoffen, daß auch diese Fragen in Zukunft auf experimenteller Basis einer befriedigenden Lösung entgegengeführt werden. Dann erst wäre das Evolutionsproblem wenigstens prinzipiell gelöst, wenn auch eine genaue Analyse der vielen komplizierten Anpassungen im einzelnen schon ihres historischen Charakters halber wohl niemals sich wird befriedigend durchführen lassen.

VI. Abschnitt.

Reizerscheinungen.

A. Reizerscheinungen der Pflanzen und Protisten.
  1. Tropismen.
    a) Phänomenologie des Photo- und Geotropismus.
    b) Reizmengengesetz.
    c) Reizanlaß und Rezeption der Reize.
    d) Reizleitung.
    e) Theorie der Tropismen. Blaauwsche Theorie.
  2. Nastien.
  3. Taxien.
    a) Phänomenologie der taktischen Reaktionen.
      α) Phobotaxis.
      β) Topotaxis.
    b) Physiologie und Theorie der Taxien.
      α) Webersches Gesetz.
      β) Reizanlaß, Reizaufnahme und Reizleitung.
      γ) Theorie der Taxien.

B. Reizerscheinungen der Tiere.
  1. Rezeptoren (Sinnesorgane).
    a) Bau der Rezeptoren.
    b) Physiologie der Rezeptoren.
      α) Bemerkungen über Reize und Empfindungen.
      β) Analyse der Photorezeption.
  2. Nervensystem.
    a) Bau des Nervensystems.
      α) Elemente des Nervensystems (Neurone).
      β) Typen der Nervensysteme.
    b) Physiologie des Nervensystems.
      α) Erregung und Erregungsleitung in den Nervenfasern.
      β) Erregung und Erregungsleitung in den Zentralorganen (Reflexbögen).
  3. Reflexe.
    a) Unbedingte Reflexe.
    b) Bedingte Reflexe.

Wenn eine der äußeren allgemeinen Bedingungen, unter denen ein tierischer Organismus ständig lebt, eine Änderung von einer gewissen Größe erfährt, wenn also Energie in Form von Licht, Wärme, Druck (Schall), chemischer Energie, Elektrizität usw. zugeführt oder weggenommen wird, so wird diese Energieänderung von dem Organismus aufgenommen, rezipiert, und es erfolgt nach einer Reihe von inneren Vorgängen, die sich bei den höheren Tieren an dem Nervensystem abspielen, schließlich eine sichtbare Endreaktion, die sogenannte Reizreaktion in Form von bestimmten Bewegungen oder Drüsensekretionen. Die Veränderungen der Außenbedingungen, die eine solche Reaktion hervorrufen oder auslösen, nennt man Reize (optische, thermische, chemische usw.). Diese Reizerscheinungen sind bekanntlich bei dem Menschen vielfach, aber durchaus nicht immer, von psychischen Vorgängen begleitet. Früher schrieb man nur den Tieren die Fähigkeit der Reizbarkeit und Reizreaktion zu. Seit dem Vorgehen von Sachs (1882) jedoch und vor allem unter dem Eindruck der

reizphysiologischen Versuche von Pfeffer an Pflanzen und Protisten hat sich ganz allgemein bei den Biologen die Ansicht eingebürgert, daß auch solche ausgelösten Bewegungsvorgänge bei Pflanzen prinzipiell mit den Reizerscheinungen der mit Nerven ausgestatteten Tiere übereinstimmen, ja man redete sogar bei Pflanzen von Reizwahrnehmungen, Sinnesorganen und Sinnesempfindungen usw. Uns scheint aber, daß man hierbei unter dem Eindruck äußerlicher Ähnlichkeiten zu weit gegangen ist und prinzipielle Verschiedenheiten zu wenig beachtet hat. Die Ähnlichkeit besteht vorwiegend darin, daß in beiden Organismenreichen die gleichen Energieänderungen als „Reize" wirksam sind, äußerlich ähnliche Endreaktionen erfolgen und daß wenigstens in Einzelfällen auch bei Pflanzen die Reizaufnahme und die Reizwirkung getrennt voneinander liegen, also eine Reizleitung stattfindet.

Das gleichzeitig damit angenommene Gemeinsame am Geschehen an Tier und Pflanze selbst, die sogenannte „Reizbarkeit", ist aber eine Erscheinung, die streng genommen nur negativ charakterisiert und definiert werden kann, nämlich als ein physiologisches Geschehen, dessen einzelne Reaktionsketten im Organismus selbst zum größten Teil nicht bekannt sind, und auf dessen Gleichheit nur auf Grund der äußerlich ähnlichen Endreaktion auf dieselben Auswirkungen (Energieänderungen, „Reize") hin geschlossen wird.

Daher kommt es, daß auch alle neueren Definitionen der Reizerscheinungen und der Reizbarkeit so allgemein und verschwommen sind, daß sie mehr oder minder alle Lebensvorgänge umfassen, ja direkt mit derselben Berechtigung auf anorganisches Geschehen in Anwendung gebracht werden können. Was aber die experimentellen Untersuchungen der letzten Jahrzehnte von diesem Geschehen kennen gelehrt haben, zeigt deutlich, daß es sich bei den Nerventieren einerseits und den Pflanzen und Einzelligen andererseits um prinzipiell Verschiedenes handelt. Das ganze Reizgeschehen der Nerventiere, von den Cölenteraten bis zum Menschen, ist einheitlich mit elektrischen Leitungsvorgängen verknüpft und zeigt auch sonst gemeinsame Gesetzmäßigkeiten. Die Reizerscheinungen der Pflanzen und Protisten sind dagegen nach den bisherigen Kenntnissen jedenfalls von denen der Tiere wesensverschieden. Für sie gelten ganz andere, auch unter sich vermutlich wieder verschiedene Gesetzmäßigkeiten.

Es ist das große Verdienst von Blaauw, durch seine Arbeiten über die sogenannte Lichtwachstumsreaktion die Erforschung der pflanzlichen Reizerscheinungen aus dem Banne der groben äußerlichen Analogie mit der Nerven- und Sinnesphysiologie der Tiere losgelöst und einer gesunden kausalen Analyse zugeführt zu haben. Die Reizphysiologie der Pflanzen kann so eventuell in absehbarer Zeit in verschiedene Teile der Physiologie des Wachstums und der Bewegung aufgelöst und der Begriff des Reizes mit allem Drum und Dran aus dieser Forschungsrichtung eliminiert werden. Wenn uns auch die Durchführung dieses radikalen Schrittes, zumal in einem Lehrbuch, noch verfrüht erscheint, so halten wir es doch für geboten, die Reizerscheinungen der Pflanzen und freibeweglichen Protisten sowie die der mit Nerven ausgestatteten Tiere völlig getrennt zur Darstellung zu bringen. Dabei wollen wir selbstverständlich nicht nur alle psychologisch gefärbten Begriffe vermeiden, sondern bestrebt sein, die betreffenden Erscheinungen nach Möglichkeit auch ohne die reizphysiologischen Begriffe, die für die Reiz- und Sinnesphysiologie der Tiere geprägt wurden, zu schildern.

A. Die Reizbewegungen der Pflanzen und Protisten.

Die Änderung bestimmter Außenfaktoren, also die Zuführung oder die Wegnahme einer bestimmten Menge einer Energieart (Licht, Wärme usw.) führen in dem pflanzlichen System nach einer Anzahl von inneren Vorgängen zu einer Bewegung oder Krümmung, der sogenannten Reizreaktion. Da vielfach die erzielte Endreaktion mit einem viel größeren Energieverbrauch sich vollzieht, als die durch den „Reiz" zugeführte Energiemenge, so tragen diese Erscheinungen den Charakter von Auslösungen, und Pfeffer hat gerade diesen Auslösungscharakter der Reizerscheinungen als charakteristisches Moment in den Vordergrund der Betrachtung gerückt. Wir werden jedoch später sehen, daß es auch derartige Erscheinungen gibt, die nicht diesen Auslösungscharakter aufweisen. Je nachdem die Bewegung von Außenfaktoren hervorgerufen oder durch innere Änderung des Systems bewirkt wird, unterscheidet man induzierte oder paratonische Bewegungen von endonomen Bewegungen.

Vielfach ordnet man die Darstellung der Reizbewegungen nach den Reizursachen, also Licht, Schwere, Wärme, Elektrizität usw. Uns scheint aber die Gepflogenheit vieler Botaniker, bei der Darstellung in erster Linie die Art der Reaktion zu berücksichtigen, den Vorzug zu verdienen, wenigstens so lange, als es nicht möglich ist, die Erscheinungen nach dem eigentlich Wesentlichen, der Verschiedenheit der inneren physiologischen Erscheinungen zu behandeln.

Wir unterscheiden daher die Reizreaktionen der freibeweglichen Organismen, der Protisten, freibeweglichen niederen Pflanzen und Schwärmern von Pflanzen, die als Taxien bezeichnet werden, von denen der festgewachsenen Pflanzen, den Tropismen und Nastien. Als Tropismen bezeichnet man jene Bewegungen festgewachsener Pflanzen oder Pflanzenteile, bei der die neue Lage eine Beziehung zur Einwirkungsrichtung der Reizursache (Licht, Schwere usw.) zeigt. Wenn dagegen die Krümmung oder Bewegung nur von der Organisation der Pflanze selbst bestimmt wird und keine Beziehungen zur Einwirkungsrichtung und ihrer Veränderung erkennen läßt, dann spricht man von Nastien.

1. Tropismen.

Die beiden bekanntesten Arten tropistischer Bewegungen, die die weiteste Verbreitung besitzen, sind die phototropischen und geotropischen. Erstere werden durch einen Unterschied in der Lichtintensität bei der Pflanze infolge einseitigen Wachstums ausgelöst, letztere durch die naturgemäß stets einseitig wirkende Schwerkraft. Außerdem sind chemotropische, haptotropische (Berührung), traumatotropische (Verwundung) usw. Bewegungen und Krümmungen bekannt, die aber weniger verbreitet sind und denen eine geringere ökologische Bedeutung zukommt. Da zudem die geotropischen und phototropischen Bewegungen am genauesten untersucht und analysiert sind, sollen sie bei unserer Darstellung der Tropismen ausschließlich berücksichtigt werden.

a) Phänomenologie des Photo- und Geotropismus.

Phototropismus. Hält man eine Keimpflanze in der Nähe eines Fensters in Wasserkultur, so krümmt sich nach kurzer Zeit der Stengel

mit den Blättern dem Licht zu, die Wurzel dagegen von der Seite des Lichteinfalles ab (Abb. 505). Man nennt die Blätter und den Stiel positiv, die Wurzel negativ phototropisch. Befestigt man die Keimpflanze auf einem lotrecht stehenden Klinostaten (s. Abb. 506, S. 632), einer durch ein Uhrwerk in Rotation gehaltenen Scheibe, wobei der Einfall des Lichtes auf die Pflanze ständig wechselt, so unterbleibt jede Krümmung, und das gleiche findet statt, wenn man die Keimpflanze mit gleicher Lichtstärke von zwei einander gegenüberliegenden Seiten beleuchtet. Die unter der Einwirkung einseitigen Lichteinfalls auftretenden phototropischen Krümmungen sind meist durch ungleichseitiges Wachstum der Pflanze bedingt, indem bei positivem Phototropismus die dem Lichteinfall abgewandte Seite stärker wächst, bei negativem umgekehrt die dem Licht zugewandte Seite. Phototropische Wachstumskrümmungen treten auch an den sogenannten plagiotropen Organen, vor allem Laubblättern auf, wobei der Verlauf etwas komplizierter ist; auch Torsionen können durch phototropische Wirkungen zustande kommen. Wir beschränken uns hier auf die Besprechung der einfachsten Vorgänge bei orthotropen Organen.

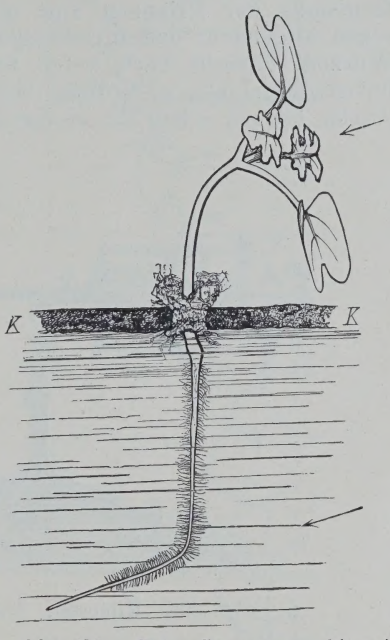


Abb. 505. Keimpflanze von *Sinapis alba* in Wasserkultur. *k* Korkplatte als Schwimmer. Die *y*-Pfeile markieren den Lichteinfall. Der Keimsproß ist positiv, die Wurzel negativ phototropisch. Aus Benecke-Jost.

Es hat sich nun gezeigt, daß der Grad der Krümmung in weitgehendem Maße von der Lichtintensität und Lichtmenge abhängig ist derart, daß bei Zunahme der einseitig einwirkenden Lichtmenge auch das betreffende Organ sich stärker krümmt.

Diese Beziehung gilt nur innerhalb gewisser Grenzen. Übersteigt die Intensität die obere Grenze, so erfolgt keine entsprechende Zunahme der Krümmung mehr, ja bei Anwendung noch höherer Lichtmengen kann die positive Krümmung nur schwach auftreten und sofort in eine negative übergehen. Ein und dasselbe Organ kann also je nach den Bedingungen positiv oder negativ phototropisch reagieren, und es kann, wie Oltmanns zuerst nachgewiesen hat, ein Grad der Lichteinwirkung gefunden werden, bei dem jegliche Reaktion ausbleibt, die Organe also gerade bleiben.

Aber nicht nur verschiedene Lichtmengen oder Lichtintensitäten können die phototropische Reaktion in verschiedener Weise beeinflussen, sondern auch das Organ selbst kann durch eine geeignete Vorbehandlung dazu gebracht werden, daß es auf den gleichen Reiz verschieden reagiert. So krümmt sich ein Sporangienträger des Pilzes *Phycomyces*, der vorher im Dunkeln gehalten wurde, bei einer bestimmten Lichtintensität von der Lichtquelle ab (negativ phototropisch), während ein anderes Exemplar, das vorher am Licht gehalten wurde, sich positiv krümmt. Man sprach früher bei diesen Fällen von der Herbeiführung

einer anderen „Stimmung“ oder „Abstufung“ der Lichtempfindlichkeit; doch dünkt es uns besser, von derart psychologischen Begriffen völlig abzusehen, da damit der Vorgang nicht geklärt, sondern die Klärung nur verschoben und hinter hier unzuständige, aus einer anderen Sphäre hergeholte Begriffe versteckt wird. Auch das Alter des Organs und andere äußere und innere Faktoren können die Reaktionsweise verändern. Es sind das Erfahrungen, die wir auch bei anderen physiologischen Vorgängen, z. B. bei der Physiologie der Fortpflanzung, kennen gelernt haben.

Geotropismus. Wie der Phototropismus, so ist auch der Geotropismus der Pflanzen eine allgemein verbreitete Erscheinung. Wir sehen allgemein, daß die Stengel der Pflanzen lotrecht nach oben, die Wurzeln lotrecht nach unten wachsen. Bringt man eine Keimpflanze in horizontale Lage, so krümmt sich die Wurzel abwärts, der Stengel aufwärts. Sprach schon die Beobachtung, daß überall auf der Erde, in der

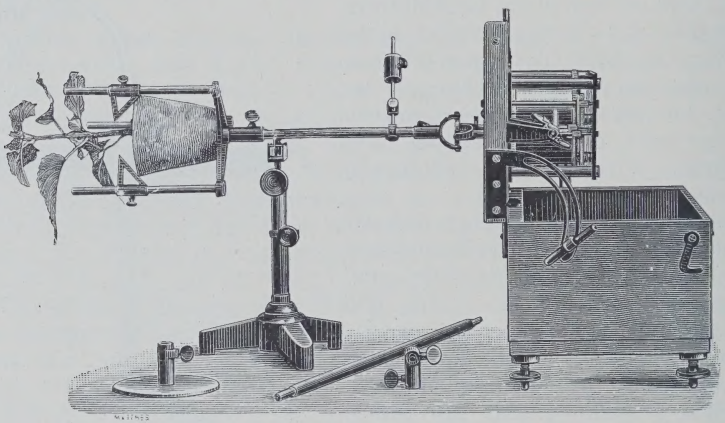


Abb. 506. Klinostat. Nach Pfeffer aus Benecke-Jost.

Ebene wie auf steilem Berggelände, die Hauptachsen und die Hauptwurzeln der Pflanzen nach dem Erdradius orientiert sind, zugunsten der Ansicht, daß die Orientierung durch die Schwere bewirkt sei, so ist diese Ansicht durch die berühmten Versuche von Knight (1806) bewiesen worden. Wenn die Schwerkraft die Orientierung bedingt, so war nach Knight zu erwarten, „daß eine solche Beeinflussung durch stetigen Wechsel der Lage des keimenden Samens aufgehoben werden könne, und daß man ferner in der Lage wäre, durch das Mittel der Zentrifugalkraft eine Gegenwirkung auszuüben“. Seine Versuche zeigten, daß dies tatsächlich der Fall war; er ließ keimende Samen auf einer Scheibe, wo sie in verschiedenen Lagen befestigt waren, rasch rotieren, wobei die Wurzelspitzen nach außen, die Stengel radial auf die Radachse zu wuchsen. Durch die Knightschen Versuche war zunächst nur bewiesen, daß die Schwerkraft durch Zentrifugalkraft ersetzt werden könne. Sachs hat dann dadurch, daß er Keimlinge auf einer Scheibe, die sehr langsam (eine Umdrehung in 10—20 Minuten) um eine horizontale Achse gedreht wurde, auch die Zentrifugalkraft ausgeschaltet und somit den endgültigen exakten Beweis für die Wirkung der Schwerkraft erbracht (Abb. 506).

Auf einem solchen horizontal rotierenden Klinostaten wuchsen die Keimlinge in der Richtung weiter, in der sie darauf angeordnet wurden.

Die Wurzeln sind also positiv, die Stengel negativ geotropisch. Diese geotropischen Krümmungen sind auf einseitiges Wachstum auf der konvexen Seite zurückzuführen. Über den Verlauf der Reaktion gibt die beiliegende Abbildung nach Sachs nähere Auskunft (Abb. 507). Während bei der Wurzel die wachstumsfähige Strecke verhältnismäßig kurz und auf die Spitzenregion beschränkt ist, ist sie bei den (negativ geotropischen) Stengeln bedeutend größer und verschiebt sich von der Spitze im weiteren Fortschreiten der geotropischen Krümmung mehr nach der wachsenden Zone der Basis. Zugleich kann dabei eine Überkrümmung der Spitzenteile zustande kommen, die aber bald wieder

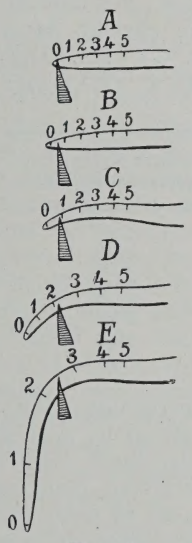


Fig. 507.

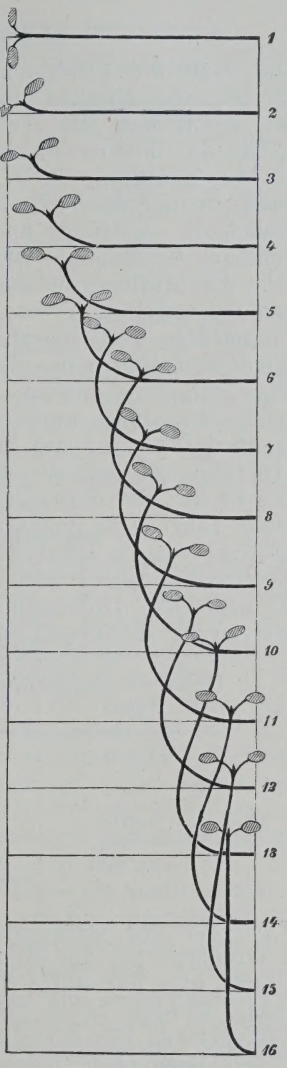


Fig. 508.

Abb. 507. Geotropische Krümmung einer Wurzel. A unmittelbar nach dem Horizontallegen, B 1 Std. später, C nach 2 Std., D nach 7 Std., E nach 23 Std. Nach Sachs.

Abb. 508. Verlauf einer geotropischen Bewegung. Die Figuren 1—16 bezeichnen aufeinanderfolgende Stadien der geotropischen Krümmung einer im Halbdunkel erwachsenen Keimpflanze. Bei *1* horizontal gelegt, bei *16* wieder völlig aufgerichtet. Nach Noll.

rückgängig gemacht wird (Abb. 508). Verfolgt man den Krümmungsvorgang genauer, so sieht man, daß er in der Weise zustande kommt, daß das Wachstum auf der Konkavseite mit der gleichen Geschwindigkeit wie

bisher erfolgt, während auf der Konvexseite bei negativ geotropischer Reizung eine Beschleunigung des Wachstums eintritt.

b) Das Reizmengengesetz.

Die Zeit, die verstreichen muß, damit Licht von bestimmter Intensität bei einer Pflanze eine eben sichtbare phototropische Krümmung bewirkt, nennt man die Präsentationszeit. Dieselbe ist erheblich kürzer als die Reaktionszeit, das ist die Zeitdauer, die notwendig ist, um die Reaktion, die Krümmung, in sichtbare Erscheinung treten zu lassen. Bringt man nämlich eine genügend belichtete Pflanze vorher in Dunkelheit, so erfolgt hier nach Ablauf der Reaktionszeit trotzdem die sichtbare Krümmung. Man kann infolgedessen durch Variieren der Versuche die Minimalzeit der Belichtungsdauer, eben die Präsentationszeit genau feststellen.

Planmäßige Versuche über die Beziehung zwischen Präsentationszeit und Lichtintensität haben Blaauw und Fröschel zu dem Ergebnis geführt, daß ein und dieselbe Reaktion durch lange Einwirkung schwachen, wie durch kurze Einwirkung starken Lichtes erzielt werden kann, und daß es eben nur auf das Produkt von Lichtintensität $\times$ Zeit ankommt, daß also die Wirkung abhängig ist von der gesamten Lichtmenge, die einwirkt. Das Produkt Intensität $\times$ Dauer der Beleuchtung führt also immer zu einer gleichen, konstanten Wirkung, gleichgültig, wie es erhalten wurde, und man spricht daher von dem Reizmengengesetz oder der Produktenregel[1]). Die beigefügte Tabelle nach den Untersuchungen von Blaauw an *Avena* möge zur Demonstrierung des Gesagten dienen.

Dauer der Belichtung	Intensität in Meterkerzen	Produkt-Reizmenge Meterkerzensekunden
43 Std.	0,00017	26,3
6 „	0,00085	18,6
1 „	0,00477	17,2
4 Min.	0,0898	21,6
4 Sek.	5,456	21.8
$^1/_{100}$ Sek.	1902	19,0
$^1/_{1000}$ „	26 520	26,5

Auch für den Geotropismus gilt das Reizmengengesetz innerhalb weiter Grenzen. Da die Größe der Schwerkraft nicht geändert werden kann, kann dies nur durch Ersatz der Schwere durch Zentrifugalkraft festgestellt werden. Auch hier hängt das Auftreten gleichartiger normaler Reaktionen von der gleichen Reizmenge, sei es hohe Intensität bei kurzer Reizdauer oder niedere Intensität bei entsprechend langer Dauer, ab, wie beigefügte Tabelle nach den Versuchen von Rutten-Pekl-haring an Haferkeimlingen zeigt. (Siehe Tabelle auf S. 635.)

Setzt man die Lichtmenge immer weiter herab, so kommt man schließlich zu einer Grenze, bei der gerade eben noch eine sichtbare Krümmung erfolgt, der sogenannten Reizschwelle. Es hat sich nun gezeigt (Nathanson, Pringsheim), daß auch noch kleinere, also unterschwellige Lichtmengen nicht ohne Wirkung bleiben, wenn man sie in nicht zu großen Abständen wiederholt einwirken läßt. Es kommt

1) Bezüglich der Übereinstimmung der Produktenregel mit dem für photochemische Prozesse gültigen Bunsen-Roscoeschen Gesetz vgl. S. 668.

dann zu einer Summierung der Lichtmengen, für die ebenfalls das Reizmengengesetz gilt, das in dieser Form vielfach als Talbotsches Gesetz bezeichnet wird.

Größe der Fliehkraft	Präsentationszeit in Sekunden	Zeit mal Kraft
46 g	7	322
24 „	12	287
4,84 „	60	290
0,76 „	415	315
0,25 „	1300	325
0,14 „	2230	312
0,08 „	3900	312
0,04 „	7800	312

Diese Form des Reizmengengesetzes trifft sogar noch zu, wenn bei gleicher Lichtintensität die Reizintervalle 16mal so groß sind wie die einzelnen unterschwelligen Belichtungsperioden. Für den Geotropismus gilt nach den Untersuchungen von Fitting gleichfalls das Talbotsche Gesetz; bei größeren Pausen addieren sich hier aber die eingeleiteten Reizprozesse nur unvollständig, so daß schließlich, wenn das Verhältnis der Pausen zu der Reizungsdauer 12:1 ist, überhaupt jede Wirkung ausbleibt.

c) Reizanlaß und Reizaufnahme.

Beim Geotropismus wirkt die Schwerkraft auf alle Teile der Pflanze mit derselben Stärke ein, und es kann hier, wie Versuche mit verschiedenen Zentrifugalkräften übereinstimmend zeigen, nicht eine Intensitätswirkung der Energie in verschiedenen Teilen der Pflanze, sondern nur die Richtung der einwirkenden Energie, der Schwere, für die geotropische Reaktion verantwortlich sein. Es fragt sich, wie die Schwerkraft im Innern der Zellen eines Pflanzenorgans zur Wirkung kommen kann. Alle neueren Anschauungen stimmen darin überein, daß dies auf einer Verlagerung von Inhaltsbestandteilen der Zellen beruhen muß. Welche Zellbestandteile dabei die entscheidende Rolle spielen, ist dagegen zurzeit noch nicht geklärt. Der meisten Anerkennung erfreut sich mit Recht die sogenannte Statolithenstärketheorie von Němec und Haberlandt. Wie in den Statocysten wirbelloser Tiere die sogenannten Statolithen durch Druck auf die Sinneszellen reizen, so sollen nach dieser Theorie schwere Zellbestandteile, und zwar in erster Linie Stärkekörner, durch ihre Verlagerung und ihren Druck auf die Unterseite des wandständigen Protoplasmas die geotropische Primärreaktion hervorrufen, so daß jede Zelle gewissermaßen als Statocyste funktioniert. Für diese Theorie spricht der weitgehende Parallelismus zwischen dem Vorhandensein von Statolithenstärke und der Fähigkeit der geotropischen Reaktion (Abb. 509); vor allen Dingen sprechen zu ihren Gunsten auch Versuche von Klara Zollikofer, der es gelungen war, durch gewisse Eingriffe die Statolithenstärke zum Verschwinden zu bringen. Derartig behandelte stärkefreie Keimlinge waren dann auch nicht mehr geotropisch reizbar. Erst wenn nach Belichtung wieder neue Statolithenstärke gebildet war, stellte sich die geotropische Reaktionsfähigkeit wieder ein.

Trotzdem aber kann die Statolithenstärketheorie nicht Allgemeingültigkeit beanspruchen. Denn es gibt bei vielen Pflanzen geotropisch reagierende Organe, die keine Stärkekörner besitzen. Doch ist die

Gültigkeit der Statolithentheorie in ihrer erweiterten Form nicht an das Vorhandensein von Stärkekörnern gebunden; denn man darf natürlich mit Recht annehmen, daß in derselben Weise wie Stärke auch andere schwere Zellbestandteile durch ihren Druck auf die Unterflanke die gleiche Wirkung ausüben werden. Dafür sprechen auch die später zu erwähnenden Versuche von O. Köhler über die Geotaxis von Infusorien, in denen gezeigt wurde, daß sogar von den Zellen aufgenommene Eisenteilchen als Statolithen die Rezeption des Schwerereizes bewirken können.

In welcher Weise allerdings die Statolithen durch ihre Druckwirkung oder sonstwie das Protoplasma zur Erzeugung der wachstumsfördernden Stoffe, die, wie wir sehen werden, die geotropische Krümmung bewirken, veranlassen, darüber ist zurzeit nichts bekannt, wenn auch verschiedene hypothetische Lösungsversuche vorliegen, denen aber bisher nur die Bedeutung von Arbeitshypothesen zugesprochen werden

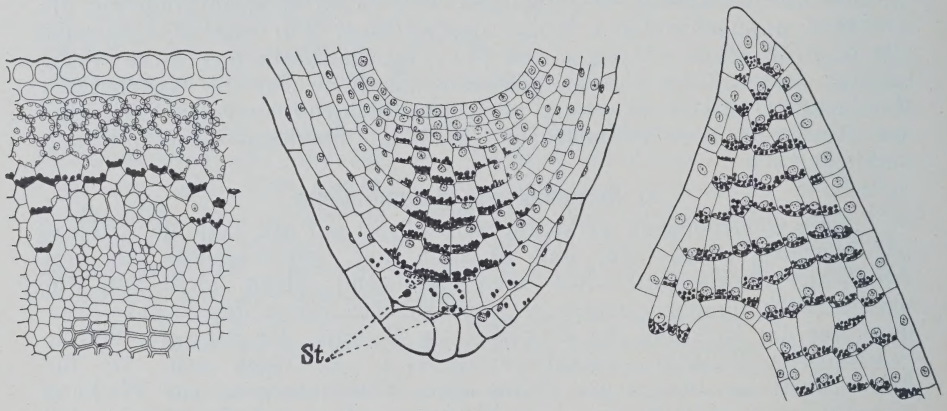


Abb. 509. „Statolytenstärke" jeweils den physikalisch unteren Zellwänden aufgelagert. a Sproß, Querschnitt (*Linum perenne*); b Wurzelspitzen (*Roripa amphibia*); c Koleoptilenspitzen-Längsschnitt (*Panicum milliaceum*). a nach Haberlandt, b und c nach Némec aus Zimmermann.

kann. Nur das läßt sich auf Grund der später zu berichtenden Erfahrungen über die Reizleitung schon heute mit Sicherheit sagen, daß die Bildung von „Geowachstumsstoffen" auch von der Organisation der Pflanzenorgane, genauer von einer unsichtbaren radialen Polarität der Zellen, abhängig ist. Die Bildung geotropischer Wachstumsstoffe erfolgt nämlich nur, wenn die Schwere radial von innen nach außen auf die Pflanzenorgane resp. Zellen wirkt, nicht bei Einwirkung von außen nach innen (s. Näheres S. 644).

Sachs hatte die Ansicht ausgesprochen, daß ähnlich wie bei dem Geotropismus auch für die phototropische Krümmung der Strahlengang im Innern der Organe maßgebend sei und nicht ein einfacher Intensitätsunterschied der Belichtung (an belichteter Vorder- und unbelichteter Hinterseite). Diese Auffassung schien auch durch interessante Versuche von Fitting gestützt. Heute liegen jedoch so viele experimentelle Erfahrungen vor, die unzweideutig die Helligkeitstheorie beweisen, daß umgekehrt die Deutung der Fittingschen Versuche in Frage gestellt ist.

So hat Buder gezeigt, daß die Sporangienträger von *Phycomyces* statt der üblichen positiven eine negative Krümmung ausführen, wenn man sie statt in Luft unter flüssigem Paraffin beleuchtet. Durch das Eintauchen in Paraffin, das einen Brechungsindex von 1,47 besitzt, wird aber die konvexe Cylinderlinse des Sporangienträgers (s. S. 642) in eine konkave verwandelt, so daß nunmehr nicht die Rückseite, sondern die Vorderseite stärker belichtet ist (Abb. 510). Trotz gleichbleibender

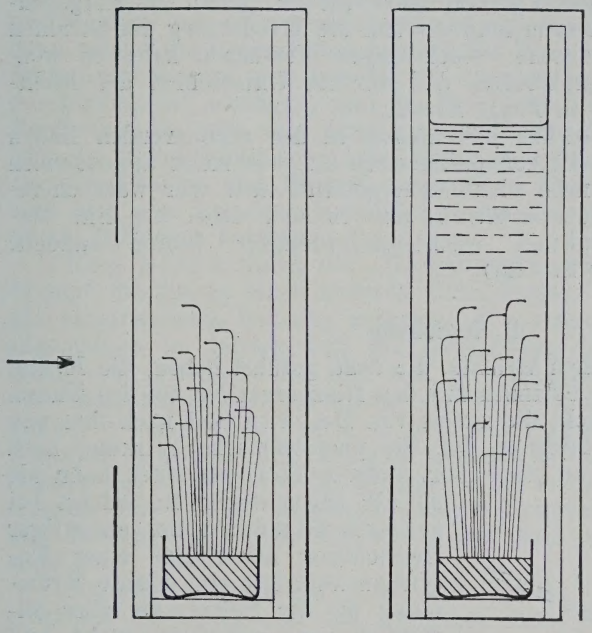


Fig. 510.

Abb. 510. Umkehrung des positiven Phototropismus des Sporangienträgers von *Phycomyces* in negativen beim Überführen aus Luft (links) in *Paraffinum liquidum* (rechts). Nach Buder.

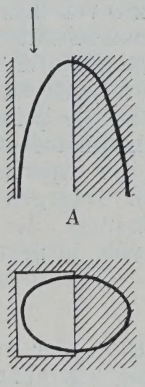


Fig. 511.

Abb. 511. Schema für den Buderschen Versuch. Ein Lichtstrahl fällt senkrecht von oben auf die eine Längshälfte der *Avena*-Koleoptile. A Längsschnitt, B Querschnitt. Aus Benecke-Jost.

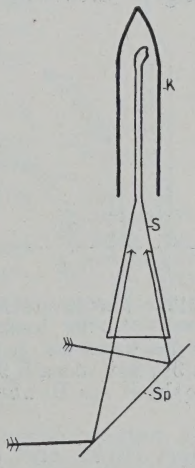


Abb. 512. Schema des Lichtsondenversuches. *K* das Ende der hohlen Koleoptile, *S* Sonde, *Sp* Spiegel. Die Pfeile deuten den Gang der Lichtstrahlen an. Nach Buder aus Benecke-Jost.

Fig. 512.

Lichtrichtung bewirkt also eine Inversion der Intensität des Lichtes eine Umkehr der phototropischen Krümmung.

Weiterhin hat Buder Coleoptilspitzen von *Avena* senkrecht von oben beleuchtet und zwar derart, daß nur die eine Längshälfte vom Licht getroffen war (Abb. 511); es trat dann dieselbe Krümmung ein wie bei seitlichem Lichteinfall. In überzeugender Weise zeigte ein weiterer Versuch von Buder die Richtigkeit der Helligkeitstheorie. Er beleuchtete Haferkeimlinge von innen her einseitig und erzeugte auf diese

Weise eine Helligkeitsdifferenz. Er konstruierte zu diesem Zwecke eine sogenannte „Lichtsonde", einen Glaskegel, der zu einer an ihrem freien Ende leicht umgebogenen Röhre ausgezogen ist. Die Sonde ist außen versilbert, und durch sie kann nun, wenn sie von unten her in einen Haferkeim eingeführt wird, ein Lichtstrahl einseitig von innen her geleitet werden (Abb. 512). Ganz wie es nach der Helligkeitstheorie zu erwarten war, krümmt sich die Spitze, als wenn sie nicht von innen, sondern von außen beleuchtet worden wäre, tut also genau das Entgegengesetzte von dem, was sie tun müßte, wenn die Richtung der Strahlen der maßgebende Faktor wäre. Nach diesen Versuchen kann es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, daß nur ein Unterschied der Lichtintensität als Reizanlaß in Frage kommt.

Ob die primäre Wirkung des Lichtes in den rezipierenden Zellen als ein photochemischer Prozeß aufzufassen ist, wie meist angenommen wird, ist experimentell noch nicht sichergestellt, aber sehr wahrscheinlich[1]). Dagegen ist heute erwiesen, daß es sich dabei um eine Beeinflussung der Produktion wachstumsfördernder Stoffe handelt. (Näheres darüber später S. 642.)

d) Reizleitung.

Einer der wesentlichen Gründe, die dazu geführt haben, die Krümmungserscheinungen der Pflanzen mit den Reizvorgängen bei den Tieren zu identifizieren, war wohl die zuerst von Darwin und nach ihm von Rothert gemachte Erfahrung, daß die phototropische Wirkung nach einseitigem Lichteinfall an einer ganz anderen Stelle eintreten kann als an der beleuchteten. So erfolgt bei gewissen Gramineen bei einseitiger Beleuchtung der Spitze eines Kotyledon zunächst eine kleine Krümmung an der Spitze, die aber allmählich nach abwärts rückt und schließlich zu einer starken Krümmung der unteren Teile des Keimlings führt (Abb. 513). Eine einseitige Beleuchtung dieses unteren Teiles, des Hypokotyls, bleibt dagegen ohne alle Wirkung. Der Reiz für die phototropische Wirkung wird, wie Rothert zeigte, an der Spitze der Keimlinge aufgenommen, rezipiert, aber nach unten weitergeleitet, und dort findet erst die Hauptreaktion statt. Der besonders „empfindliche" Teil der Spitze beträgt bei *Avena*-Keimlingen höchstens 3 mm.

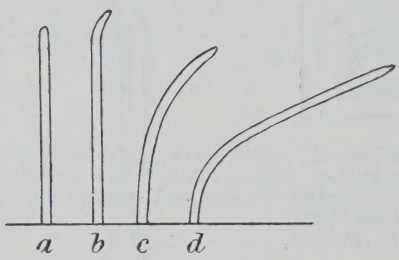


Abb. 513. Phototropische Krümmung bei *Arena*. $^1/_2$ der natürl. Gr. a bei Beginn des Versuches, b nach $1^1/_2$ Std., c nach $3^1/_2$ Std., d nach $9^1/_2$ Std. Nach Rothert aus Benecke-Jost.

Auch für die geotropische Krümmung der Wurzeln hatte schon Ch. Darwin durch Dekapitationsversuche gezeigt, später Piccard durch eine eigens dafür ersonnene Versuchsanordnung exakt bewiesen, daß die Rezeption vorwiegend an der Spitze, die Reaktion aber in der Entfernung von 3—4 mm erfolgt, also „Reizleitung" stattfindet. Dasselbe gilt für die Sprosse der Keimlinge mancher Gräser.

1) Dafür spricht die weitgehende Übereinstimmung der im Reizmengengesetz sich kundgebenden Vorgänge mit den von Hecht analysierten Verhältnissen bei der Photorezeption der Tiere (s. S. 668).

Neuere Versuche von Boyssen-Jensen, Paal, Stark u. a. haben nun in überzeugender Weise dargetan, daß es sich bei der phototropischen, geotropischen und traumatotropischen Reizleitung um die Leitung von Stoffen handelt, die wachstumsfördernd resp. wachstumshemmend wirken. Dieselben werden bei *Avena*-Keimlingen, die phototropisch stark reizbar sind und die Erscheinung der Reizleitung dabei deutlich aufweisen, in der Coleoptilspitze gebildet und durch Diffusion weitergeleitet. Wenn man die Spitzen der Coleoptile abschneidet und nachträglich mit einer Gelatineschicht auf den Stumpf wieder aufklebt, dann erfolgt die Reizreaktion in normaler Weise. Ja, man kann zwischen Spitze und Stumpf eine Scheibe von spanischem Rohr, die mit Gelatine durchtränkt ist, einfügen, ohne die Reizleitung zu unterbrechen. Für die Reizleitung ist also zum mindesten auf kurze Strecken die Beteiligung lebender Zellen nicht notwendig. Dagegen erfolgt keine Reaktion, wenn zwischen Spitze und Stumpf eine dünne Platinfolie gelegt wird. Es muß sich also bei der „Reizleitung" um die Weitergabe eines Stoffes durch Diffusion handeln.

Nach Stark findet die „Reizleitung" sogar statt, wenn man dem Stumpf die Spitze eines anderen Individuums, einer anderen Art oder gar einer anderen Gattung aufsetzt. Wenn auch im allgemeinen im letzten Fall die tropistische Krümmung eine geringere ist und mit der Zunahme der verwandtschaftlichen Verschiedenheit immer mehr abnimmt, so kann doch auch in gewissen Fällen das Gegenteil eintreten. So krümmt sich ein *Hordeum*-Stumpf mit einer *Avena*-Spitze stärker als mit seiner eigenen. Es kommt das daher, daß die Reizreaktion und Bildung der Reizstoffe bei *Avena* viel intensiver ist.

Besonders bedeutungsvoll ist auch der von Stark erbrachte Nachweis, daß das Aufsetzen einer phototropisch (oder geotropisch) gereizten Spitze auch einen ungereizten Stumpf zu phototropischer Krümmung veranlaßt (Abb. 514).

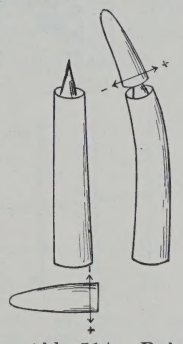


Abb. 514. Dekapitationsversuch. a Schema der Versuchsanordnung, nur die Spitze wird geotropisch gereizt, b Schema der Resultate. Nach Stark aus Zimmermann.

Einen noch tieferen Einblick in den Vorgang der Reizleitung und zugleich das Wesen der phototropischen Reaktion überhaupt gewähren die neuesten Versuche von Went. Er schnitt Spitzen von Keimlingen ab, setzte sie auf Gelatinescheiben und fing hierin die „Reizstoffe" ab. Nach Aufsetzen derartiger Gelatinescheibchen auf dekapitierte Coleoptilstümpfe folgt eine negative Krümmung. Die Versuche zeigten ferner, daß die in den Gelatinescheibchen gespeicherten wachstumsfördernden Stoffe einseitig (auf der Schattenflanke) diffundierten. Die Reaktion erwies sich als so sicher und unabhängig vom Alter der Pflanzen usw., daß ihr Ausmaß direkt als quantitativer Indikator für jene Stoffe dienen konnte. Wir werden auf diese Versuche bei Besprechung der Theorie des Phototropismus zurückkommen.

Die Weiterleitung der Reizstoffe erfolgt ausschließlich oder fast ausschließlich auf der dem Lichteinfall abgekehrten Seite, wie besonders eindringlich durch die Wentschen Versuche durch Aufsetzen der Gelatinescheiben sich ergab, was aber schon durch anderweitige Versuche gezeigt war.

Im Prinzip gelten die eben berichteten Ergebnisse auch für die Reizleitung der wachstumsfördernden (Stengel) resp. hemmenden Stoffe (Wurzel), die die geotropischen Krümmungen bewirken. Als auffallendes Ergebnis kommt hinzu, daß positiv geotropische Wurzelstümpfe von *Zea* mit negativ geotropischen Coleoptilspitzen von *Zea* verbunden, eine stärkere positiv geotropische Krümmung zeigten, als wenn die zugehörige, positiv geotropische Wurzelspitze aufgesetzt wird (Cholodny). Damit ist zugleich gezeigt, daß derselbe Stoff, der beim Stengel wachstumsfördernd wirkt (negativ geotropisch, s. auch S. 644), bei der Wurzel Wachstumshemmung hervorruft (positiv geotropisch).

Wie Gradmann nachgewiesen hat, erfolgt die Leitung der geotropischen Reizstoffe auf der sogenannten Unterflanke. Er verwandte

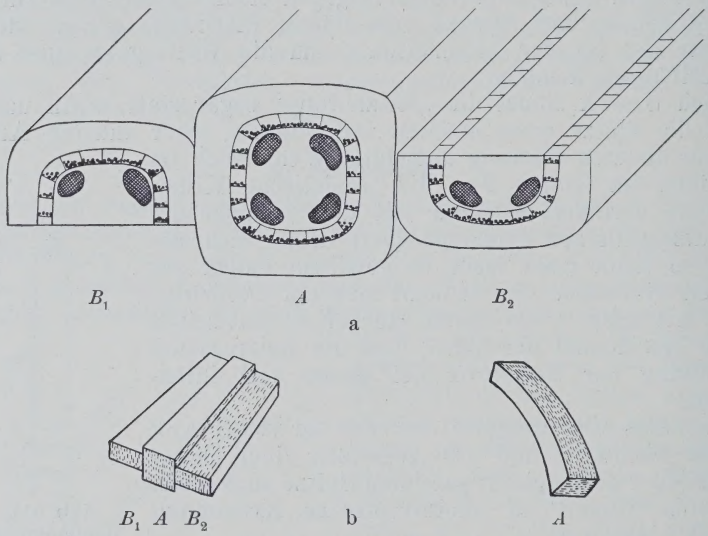


Abb. 515. Reizstoffnachweis beim Geotropismus von Labiaten-Internodien. a Grundschema der Versuchsanordnung, b der einzelne Versuch; links die Versuchsanordnung, rechts das Resultat. A das ungeteilte Internodium, B_1 obere, B_2 untere Längshälfte. Nach Gradmann aus Zimmermann.

zu diesen Versuchen vierkantige Labiateninternodien, und zwar wurde einem horizontal liegenden intakten Internodium links eine Oberhälfte, rechts eine Unterhälfte eines anderen Internodiums angelegt und miteinander verschnürt (Abb. 515). Neben der immer auftretenden, durch geotropische Reizung des intakten Internodiums bedingten Aufwärtskrümmung, die in der Abbildung nicht berücksichtigt ist, tritt dann eine seitliche Ablenkung nach der Seite der Oberfläche ein. Daß dabei traumatotropische Reaktionen eintreten, ändert an der Bedeutung dieses Resultates nichts, da diese durch Variieren der Versuche feststellbar sind. Die Ergebnisse lehren einwandfrei, daß die Unterflanke wachstumsfördernde Stoffe bildet, die in die rechte Flanke des Internodiums diffundieren. Daher wächst diese Seite stärker und es kommt dementsprechend zu einer linksseitigen Krümmung. Also auch hier wie beim Phototropismus die einseitige Weiterleitung einseitig gebildeter wachstumsfördernder Stoffe.

Bei traumatotropischen Krümmungen hat Stark durch vielfach variierte Versuche ebenfalls die Weiterleitung von Reizstoffen festgestellt. Die dabei in Frage kommenden Stoffe (Wundstoffe) sind jedoch durchweg wachstumshemmender Natur, und die Weiterleitung erfolgt einseitig auf der Seite ihrer Entstehung.

e) Theorie der Tropismen. (Blaauwsche Theorie.)

Bis vor etwa einem Jahrzehnt war die herrschende Ansicht über das Wesen und die Theorie des Phototropismus die, daß ein Sproß durch einseitige Belichtung gewissermaßen polarisiert werde; jede Zelle sollte durch einseitige Belichtung in einen phototropischen „Reizzustand" versetzt werden. Diese Auffassung, die auf Sachs zurückgeht, schien durch Versuche von Fitting experimentell bestätigt, und die älteren Erfahrungen über Reizleitung und die Auffassung von der Lichtrichtung als Reizanlaß standen damit in guter Übereinstimmung. Sie fanden um so mehr Anklang, als durch den Einfluß von Pfeffer auch in der Botanik der Reizbegriff der Zoologen sich allgemein eingebürgert hatte. Blaauw hatte demgegenüber 1914 die Deutung auf eine viel einfachere Basis zurückgeführt, indem er auf Grund von Versuchen die phototropische Krümmung als eine Photowachstumsreaktion auffaßte. Diese Auffassung hat sich vor allen Dingen auch experimentell als äußerst fruchtbar erwiesen. Wenn auch gegen die Richtigkeit der Blaauwschen Theorie, die sich mit gewissen Modifikationen auch auf die anderen Tropismen ausdehnen läßt, heute noch vielfach Einwände erhoben werden, und wenn auch der Schwierigkeiten, die ihrem direkten Beweis entgegenstehen, noch viele sind, so sprechen heute doch bereits so mannigfache Tatsachen zu ihren Gunsten, daß ihre prinzipielle Gültigkeit in hohem Maße wahrscheinlich, ja man möchte sagen, gesichert scheint.

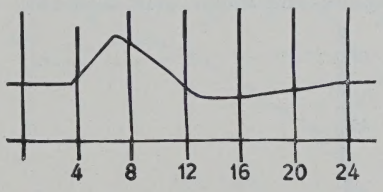


Abb. 516. *Phycomyces*. Wachstum nach Reizung mit 30 MKS. Auf der Abszisse die Zeit in Sekunden. Nach Blaauw aus Benecke-Jost.

Blaauw prüfte zunächst die Abhängigkeit des normalen Wachstums vom Licht. Bei allseitiger gleichmäßiger Beleuchtung von Sporangienträgern des Pilzes *Phycomyces*, die sehr lichtempfindlich sind, stellte er bei geringer Lichtintensität eine erhebliche Steigerung des Wachstums fest. Auf die Wachstumssteigerung erfolgt nach einiger Zeit eine geringe Abnahme des Wachstums, die aber schließlich überwunden wird, so daß nach 25 Minuten der ursprüngliche Wachstumswert (Dunkelwachstum) wieder erreicht wird (Abb. 516). Wendet man steigende Lichtmengen an, so geht damit Hand in Hand eine Steigerung der Wachstumsreaktion. Doch nimmt dabei auch die nachfolgende Hemmung immer mehr zu, so daß letztere schließlich die erstere übertrifft. Diesen Resultaten entsprechen nun die Ergebnisse bei einseitiger Beleuchtung. Bei niederen Lichtmengen erfolgt nach eingetretener Zuwachsbeschleunigung auf der dem Licht abgewandten Flanke eine positiv phototropische Krümmung, die nach 20 Minuten zum Stillstand kommt und dann allmählich in eine Rückkrümmung übergeht. Bei sehr hohen Lichtmengen dagegen (über 2 Millionen M.K.S.) findet eine negativ phototropische Krümmung statt, während bei mittleren (etwa 900 M.K.S.) überhaupt keine Reaktion erfolgt.

Die beiderseitigen Resultate lassen sich folgendermaßen erklären. Der cylindrische, glasig durchsichtige Sporangienträger wirkt wie eine Cylinderlinse, die ein paralleles Lichtbündel sammelt und daher auf der Schattenseite eine stärker beleuchtete Zone erzeugt (Abb. 517). In einem Energiebereich, in dem die Zunahme der Lichtmenge eine Wachstumssteigerung bewirkt, wird diese Schattenflanke schneller wachsen und daher eine positiv phototropische Krümmung verursachen, bei hohen Lichtmengen dagegen erfolgt auf dieser Seite eine Wachstumshemmung, weshalb hier umgekehrt die Photoreaktion in eine negative umschlägt. Es bedarf nur noch der Annahme, die inzwischen für vielzellige Pflanzen tatsächlich bewiesen worden ist (S. 639), daß Vorder- und Hinterfläche unabhängig voneinander reagieren und unabhängig voneinander die Stoffe weiterleiten können. Diese Theorie läßt sich auch auf vielzellige Organe anwenden, wie Blaauw für *Helianthus*-Sprosse, Brauner für

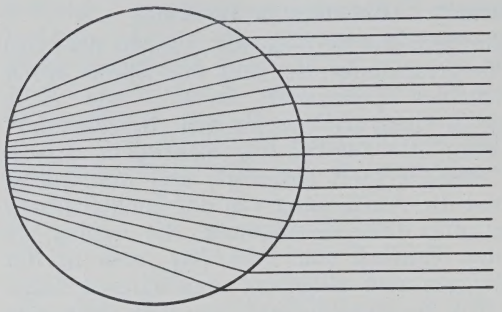


Abb. 517. Skizze der ungefähren Strahlenbrechung im Sporangienträger von *Phycomyces*. Nach Blaauw aus Brauner.

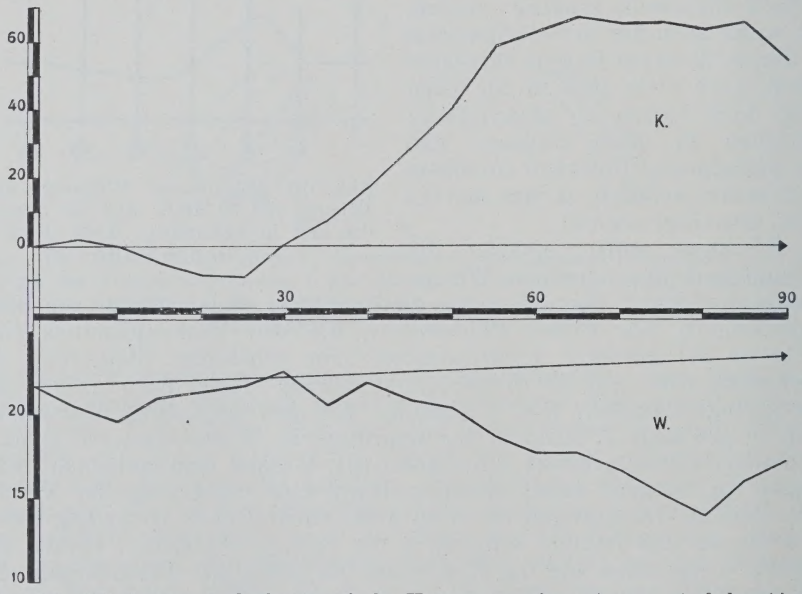


Abb. 518. Wachstum und phototropische Krümmung einer *Avena*. Auf der Abszisse die Zeit in Minuten; die Ordinaten geben die Bewegung in μ an, und zwar in der Krümmungskurve (*K*) den Abstand der Spitze von der Vertikale, in der Wachstumskurve (*W*) den Zuwachs. 200 MKS. Nach Brauner aus Jost.

Avena-Keime gezeigt hat. Bei *Helianthus* ergeben Beleuchtungen mit 4×4 M.K.S. bis $4 \times 1\,650\,000$ M.K.S. mit steigender Intensität Wachs-

tumsverminderung. Erst nach etwa 1 Stunde erfolgt Beschleunigung und Rückkehr zum Dunkelwert. Bei Beleuchtung vielzelliger Stengel ist natürlich (umgekehrt wie bei *Phycomyces)* die Lichtflanke stärker beleuchtet wie die Schattenflanke, dementsprechend erfolgt bei einseitiger Beleuchtung auf der Lichtflanke ein geringeres Wachstum als auf der Schattenflanke, was zu positiv phototropischen Krümmungen führt.

Für *Avena* haben die Versuche von Brauner und Lundegardh eine weitgehende Parallelität zwischen Lichtwachstum und phototropischer Krümmung ergeben (Abb. 518). Brauner konnte auch Resultate mancher Versuche, die mit der Blaauwschen Theorie nicht in Einklang zu stehen schienen, da sich Wachstums- und Krümmungskurve so gut wie gar nicht entsprachen, insofern in völlig befriedigender Weise erklären, als er zeigen konnte, daß in diesem Falle in der Schattenflanke noch ein Teil des einfallenden Lichtes wirksam war. Wird

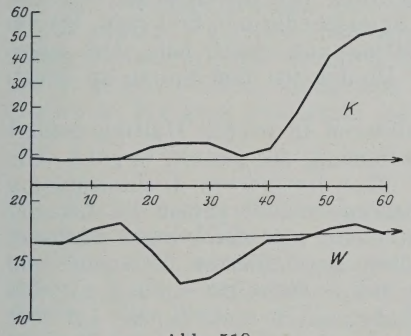


Abb. 519.

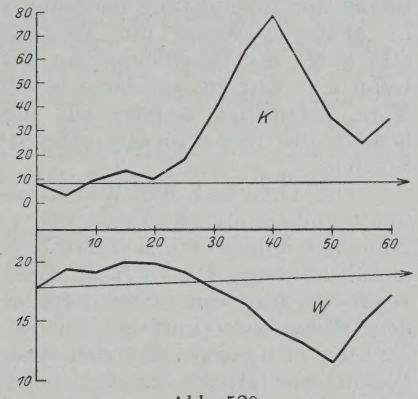


Abb. 520.

Abb. 519. Wachstum und phototropische Krümmung. *K* Krümmungsgeschwindigkeit, *W* Wachstumsgeschwindigkeit. Keine Übereinstimmung von Wachstums- und Krümmungskurve. Nach Brauner.

Abb. 520. Wachstum und phototropische Krümmung nach völliger Abblendung des Lichtes auf der Schattenflanke. Nach Brauner.

diesem Umstande Rechnung getragen, wird also durch Blenden für völlige Verdunkelung der Schattenflanke gesorgt, so stellt sich völlige Übereinstimmung ein (Abb. 519 u. 520).

Auch für die negativ phototropischen Wurzeln von *Sinapis* konnte Blaauw die Gültigkeit seiner Theorie erweisen. Diese Wurzeln zeigen eine deutliche Lichtwachstumsreaktion, und zwar eine Wachstumshemmung. Da diese vielzelligen Organe aber negativ phototropisch sind, die Wachstumshemmungen also auf der dem Licht abgewandten Flanke erfolgen (umgekehrt wie bei *Helianthus* und *Avena)*, so mußte man annehmen, daß, wie bei den Sporangienträgern von *Phycomyces,* die stärkere Lichtwirkung auf dieser Seite sich findet. In der Tat ist trotz der Vielzelligkeit in diesen sehr durchsichtigen Organen die Lichtverteilung eine ähnliche wie bei *Phycomyces.* Es werden also in den verschiedenen Organen wohl die gleichen wachstumsfördernden Stoffe gebildet, jedoch in den Stengeln auf der Schattenflanke, in den Wurzeln auf der Lichtseite.

Schließlich steht die Blaauwsche Theorie auch mit den neueren Erfahrungen über die Reizleitung nicht nur im besten Einklang, sondern sie erhält durch sie, besonders durch die oben berichteten neuen Versuche von Went, wesentliche Stützen. Die Versuche haben ergeben, daß unter der Einwirkung des Lichtes in den Zellen eine wachstumsfördernde Substanz gebildet oder eine bereits vorhandene vermehrt wird. Went nennt diese Stoffe Wachstumsregulatoren. Bei einseitigem Lichteinfall erfolgt einseitige Vermehrung und einseitige Weiterleitung der Stoffe. Wie oben erwähnt, können diese Stoffe aus dekapitierten Spitzen in Gelatinescheiben abgefangen werden. Went fand nun, daß man phototropische Krümmungen auch hervorrufen kann, wenn man auf Coleoptilstümpfe nebeneinander zwei Gelatinestückchen legt, die mit Wachstumsstoffen durchtränkt sind, die aus verschieden stark belichteten Coleoptilspitzen auf der Schattenflanke herausdiffundiert waren. Die Sprosse krümmen sich nach der Seite und in dem Ausmaße, wie es die Differenz der Beleuchtung nach der Theorie erwarten läßt. Ebenso läßt sich in analoger Weise die Wachstumsverzögerung mit Belichtung von 800 M.K., die Beschleunigung mit Belichtung von 80000 M.K. erzielen, wenn man nur entsprechend belichtete Spitzen (die mit 800 resp. 80000 M.K. beleuchtet waren) auf die Gelatine aufgesetzt hat. Die erste hemmt, die letzte fördert offenbar die Produktion der Spitze an jenen Stoffen.

Die Differenz der Wachstumsregulatoren in beiden Hälften genügt somit vollständig zur Erklärung der Krümmung des ganzen Organs. Die Annahme eines Ganzheitsfaktors oder einer besonderen Lichtstimmung ist überflüssig. Da auch bei positiv geotropischen Organen die Leitung wachstumsfördernder Stoffe auf der Unterseite, also der stärker wachsenden Konvexseite, erfolgt (siehe die oben geschilderten Versuche von Gradmann), so ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung mit den Wachstumsstoffen, die bei positiv phototropischen Organen auf der Schattenflanke gebildet und weitergeleitet werden. Damit kann im Prinzip auch die Blaauwsche Theorie auf den Geotropismus angewandt werden.

Hier wirkt der auf der Unterflanke gebildete, wachstumsregulierende Stoff in den (negativ geotropischen) Stengeln wachstumsfördernd, in den (positiv geotropischen) Wurzeln wachstumshemmend. Der gleiche Stoff wirkt mithin in verschiedenen Organen verschieden.

Man könnte nun daran denken, daß auch die Wachstumsstoffe bei Geo- und Phototropismus gleich seien. Doch bestehen schon in der Art der Entstehung dieser wachstumsfördernden Stoffe, durch die Wirkung der Schwere einerseits, durch die des Lichtes andererseits wesentliche Unterschiede. Bei dem Phototropismus ist die Beeinflussung der Wachstumsregulatoren nach dem, was wir früher über den Reizanlaß kennen gelernt haben, auf der belichteten Seite der Pflanze eine andere als auf der Schattenseite. Beim Geotropismus dagegen kann natürlich die erste Wirkung der Schwerkraft in allen Fällen nur die gleiche sein. Die polarphysiologische Differenzierung in einem geotropisch gereizten Organ ist, wie schon oben hervorgehoben, durch die Organisation dieses Organs bedingt, während sie im Falle des Phototropismus durch die Unterschiede der Lichtmenge innerhalb des Organs bewirkt ist. Die ersten Glieder der Reaktionskette müssen daher beim Phototropismus andere sein als beim Geotropismus, und die Vereinfachung, welche die Hypothese durch die Annahme von der Identität der Wachsstoffe bei Geo- und Phototropismus bringen würde, müßte mit einer größeren Komplikation auf der

anderen Seite erkauft werden, da sie die Annahme bestimmter Regulatoren erfordern würde, um die Bildung der gleichen Stoffe durch so verschiedene Ursachen zu verstehen.

Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß die Wachstumsregulatoren beim Geotropismus auf der Reizflanke weitergeleitet werden, beim Phototropismus dagegen auf der nicht beleuchteten Flanke. All das spricht für den spezifischen Charakter der Reizstoffe in den beiden Fällen. Auch die Wachstumsregulatoren beim Traumatotropismus müssen als spezifisch verschieden angesehen werden, da sie hemmender Natur sind und ihre Weiterleitung auf der Reizflanke erfolgt.

Wenn auch die Blaauwsche Theorie bisher nur für einfachere Fälle von Tropismen als zu Recht bestehend betrachtet werden kann, so ist doch anzunehmen, daß ihr Geltungsbereich ein weit größerer ist. Es ist allerdings zuzugeben, daß es zurzeit noch nicht möglich ist, eine Reihe anderer Tropismen, wie z. B. die thygmotropische Krümmung der Ranken, mit ihrer Hilfe zu erklären. Aber die Komplikationen bei diesen Krümmungsvorgängen sind wohl in erster Linie in physiologisch-polarisierten Differenzierungen der Organe zu suchen, die noch in keiner Weise geklärt sind. Die Übertragung der Theorie auf Nastien wird wohl wenig Schwierigkeiten bereiten und auch auf Taxien wird sie, wie wir später zeigen werden, wenigstens im Prinzip anwendbar sein. Ein exakter Nachweis für ihre Gültigkeit ist aber hier wohl zurzeit unmöglich.

2. Nastien.

Nach unserer früher gegebenen Definition sind Nastien Krümmungen, deren Richtung nicht durch die von außen einwirkenden Reize bestimmt wird, sondern ausschließlich durch die Organisation der Pflanze selbst. Auch hier können die verschiedensten Energien als „Reize" dienen, wie Wärme (Thermonastie), chemische Stoffe (Chemonastie), Stoß (Seismonastie), Verwundung (Traumatonastie), Kontakt (Thigmonastie) usw. Hierher gehören die periodisch erfolgenden (nyktinastischen) Bewegungen vieler Blüten und Blätter, die Seismonastie der Mimosen, die Thigmonastie der Tentakel von *Drosera* u. a. Wir beschränken uns auf die Besprechung der nastischen Bewegungen der Blätter der „Sinnpflanze" *Mimosa*, die seit über 100 Jahren im Mittelpunkt des Interesses der botanischen Reizphysiologie steht. Die Blätter der Mimose sind doppeltgefiedert, an je einem Hauptstiel befinden sich je zwei sekundäre Stiele, die mit einer großen Anzahl genau opponierter Paare von Fiederblättchen besetzt sind. An der Basis der Fiederblättchen wie an der der Neben- und Hauptstiele sind Gelenke vorhanden, in denen durch Wasseraustritt (beim Hauptstiel auf der Unterseite, bei den Fiederblättchen auf der Oberseite) die bekannte rasche Bewegung herbeigeführt wird (Abb. 521). Die Art der Reaktion ist also ganz von dem inneren Bau der Organe bedingt, der Richtung nach von dem Reiz unabhängig, daher als Nastie zu bezeichnen.

Die Bewegung bei der Sinnpflanze kann sowohl durch Stoß (Seismonastie) wie durch Verwundung (Traumatonastie) ausgelöst werden, wobei in ausgesprochenem Maße eine Reizleitung stattfindet.

Wir haben schon an anderer Stelle geschildert (s. S. 198), daß die Bewegung durch eine Herabsetzung der Turgeszenz an der Unterseite der Gelenkpolster zustande kommt. Nach einiger Zeit kehrt das Blatt wieder in seine Ausgangsstellung zurück und ist dann wieder reaktionsfähig. In

diesem Zusammenhang interessiert vor allem die Reizleitung und der Reizanlaß. Wie schon Pfeffer gezeigt hat, erfolgt bei den Mimosen keine Reaktion, wenn auf das Blatt Druck ausgeübt, selbst wenn derselbe allmählich bis zu 30 g gesteigert wird. Dagegen reagiert sie auf jeden genügend starken Stoß. Eine noch intensivere Wirkung löst aber ein traumatonastischer Reiz aus, wie Einschnitte in die Blätter oder Stengel, Anbrennen usw.

Das Auffallendste an dieser Erscheinung ist die Art der Reizleitung, speziell ihre Ausdehnung und ihre hohe Geschwindigkeit. So kann die Leitung unter günstigen Umständen sich auf Strecken bis zu $^1/_2$ m erstrecken, und sie kann dabei eine Geschwindigkeit bis zu 100 mm pro Sek. erreichen (Linsbauer). Diese rasche Weiterleitung auf lange Strecken schließt hier die Annahme einer Diffusion von Stoffen von vornherein aus. Schon ältere Versuche von Haberlandt und Fitting haben aber gezeigt, daß für die Reizleitung der Mimosen

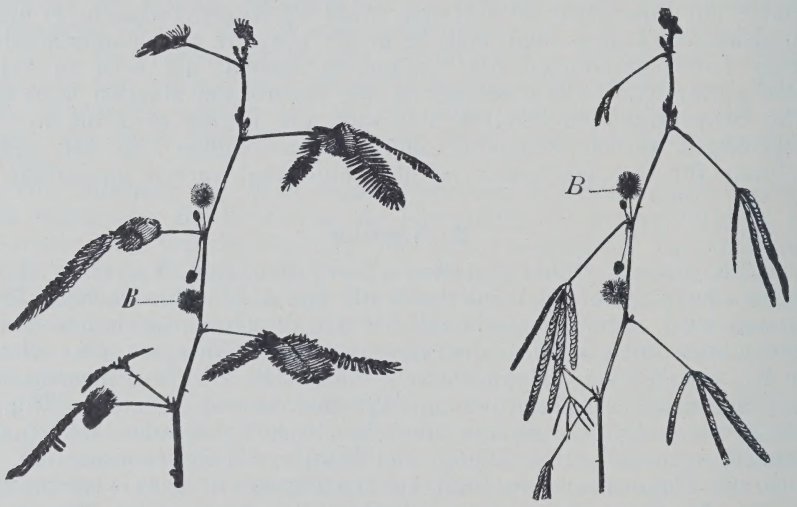


Abb. 521. *Mimosa pudica.* Links in Tagstellung (ungereizt), rechts durch Erschütterung gereizt; verkleinert. Aus Benecke-Jost.

die Mitwirkung lebenden Plasmas nicht nötig ist, und Ringelungsversuche ließen annehmen, daß die Gefäßbündel für die Leitung in Frage kämen. Es traten nämlich nur dann Störungen der Reizleitung ein, wenn die Zentralcylinder, in denen die Gefäßbündel eingelagert sind, verletzt wurden.

Durch neue Versuche von Ricca, die weiterhin in mancher Hinsicht von Snow eine Berichtigung und Erweiterung erfahren haben, ist nun der Weg der Reizleitung und zugleich damit das Wesen des Reizprozesses der Mimose weitgehend klargestellt worden. Daß die Reizleitung nicht an lebendes Gewebe geknüpft ist, erweist sich in eindringlicher Weise dadurch, daß auch eine Reaktion bei völliger Durchtrennung des Sprosses erfolgt, wenn man die getrennten Teile durch eine wassergefüllte Glasröhre verbindet. Dabei zeigt es sich, daß die ältere Haberlandtsche Theorie, wonach die Weitergabe rein physikalisch hydrostatisch erfolgen soll, nicht zutrifft. Denn einerseits konnte durch ein angebrachtes Manometer keine Zugwelle festgestellt werden,

andererseits setzte ein Verlängern der eingeschalteten Wassersäule den Erfolg der Reaktion herab. Dagegen werden die ermittelten Tatsachen nach Ricca dadurch verständlich, daß durch die Verwundung Stoffe entstehen, die in den Saftbahnen weitergeleitet werden.

Snow zeigte nun, daß tatsächlich die Geschwindigkeit des Saftsteigens und die der Reizleitung bei der Mimose gleich groß ist. In abgeschnittenen, in Farbstofflösungen gestellten Stengeln beträgt die Schnelligkeit der Farbstoffwanderung 18,5 cm in der Minute, die Geschwindigkeit der Reizleitung durchschnittlich zwischen 10 und 15 cm pro Minute. Bei der Mimose erfolgt aber auch eine Reizleitung in basipetaler Richtung, die mit der Saftleitungstheorie scheinbar in Widerspruch steht. Snow konnte aber nun dartun, daß unter besonderen Bedingungen auch in dieser Richtung Farblösungen nach abwärts geleitet werden, auch hier stimmen die Werte mit denen der basipetalen Reizleitung überein.

Ricca zeigte weiterhin, daß die Stoffe, die hier verfrachtet werden, in der Tat Wundstoffe sind. Er stellte einen Extrakt aus *Mimosa*-Gewebe her und brachte abgeschnittene Stengel, nachdem sie sich erholt hatten, in Wasser, dem solche Extraktstoffe zugesetzt waren. Nach kurzer Zeit erfolgte die Bewegung der Blätter. Dieses Resultat ist später von Seidel bestätigt worden. Es ist damit bewiesen, daß Wundstoffe, die weitergeleitet werden, die nastischen Bewegungen der Mimosen verursachen. Näheres über die Art der hier in Frage kommenden Wundstoffe konnte aber bisher noch nicht ermittelt werden. Nur so viel steht fest, daß sie nicht artspezifisch sind, da sie auch bei anderen Mimosenarten wirken.

Die eben berichteten Ergebnisse, die über die Reizleitung und das Wesen der Reizung bei der Mimose so weitgehende Aufklärung gebracht haben, beziehen sich nun nur auf die Reizleitung im Sproß, nicht dagegen auf die in den Blattstielen selbst. Hier liegen besondere Verhältnisse vor. So konnte hier z. B. keine Beteiligung des Saftstromes nachgewiesen werden. Es scheint, daß hier die Reizleitung an das Leptom gebunden ist. Jedenfalls handelt es sich hier um kompliziertere Verhältnisse, die zurzeit noch nicht genügend geklärt sind.

3. Taxien.

Als Taxien bezeichnet man ganz allgemein die orientierten Bewegungen freibeweglicher Organismen, also nicht nur die der freibeweglichen Einzelligen (Protozoen, Protophyten, Schwärmern von Pflanzen), sondern auch die der freibeweglichen vielzelligen Tiere. Da die „Richtungsbewegungen" der Metazoen jedoch weit kompliziertere Erscheinungen darstellen, indem sie mit Hilfe von Sinnesorganen und Nervenleitungen durch Muskelbewegung zustande kommen, beschränken wir hier den Ausdruck „Taxis" auf die orientierten Bewegungen einzelliger Organismen. Je nach den Reizursachen spricht man auch hier von Photo-, Chemo-, Geo-, Galvanotaxis usw. und benutzt in der Regel die Reizursache als Einteilungsprinzip. Uns scheint jedoch auch hier die spezifische Art des Reagierens der verschiedenen Zellen, die durch die Organisation der betreffenden Zellen bedingt ist, das physiologisch bedeutsamere und daher bessere Einteilungsprinzip darzustellen. Danach unterscheidet man phobotaktische und topotaktische Reaktionen. Bei den ersten ist der Reizanlaß ein zeitlicher Wechsel der Reiz-

stärke und die Reaktion besteht in einer Bewegungsänderung, die durch die Organisation des Organismus bedingt ist (Motorreflex). Die topotaktische Reaktion erfolgt durch Einstellung des Körpers in eine bestimmte Richtung und ist veranlaßt durch Intensitätsunterschiede der auf verschiedene Körperteile einwirkenden Reize, also örtliche Unterschiede der Reizintensität am Körper.

a) Phänomenologie der taktischen Reaktionen.

α) Phobotaxis.

Die Phobotaxis ist bei den einfach gebauten Protisten weit verbreitet; so reagieren Bakterien, Myxomyceten, Flagellaten und Schwärmer von Algen ausschließlich, aber auch komplizierte Einzeller, wie Infusorien, vorwiegend oder fast ausschließlich phobotaktisch auf die verschiedenen Reize wie Licht, Berührung, chemische Stoffe usw. Besonders eingehend sind die phototaktischen und chemotaktischen Reaktionen studiert.

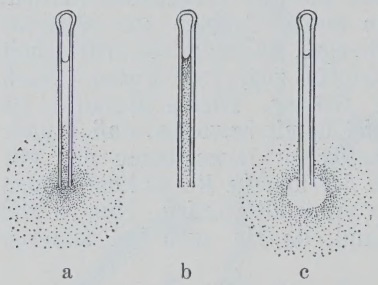


Abb. 522. Chemotaxis von Bakterien. In der Kapillare a ist 1 Proz. Fleischextrakt; die Bakterien sammeln sich in wenigen Minuten an der Öffnung. b enthält die Luftblase, die gleichfalls zu positiv chemotaktischer Reaktion führt. c enthält angesäuerten Fleischextrakt. Die repulsive Wirkung der Säure bewirkt eine Bakterienanhäufung in einem gewissen Abstand von der Öffnung der Kapillare. Nach Pfeffer aus Benecke-Jost.

Läßt man auf ein im Dunkel befindliches Präparat, in dem positiv phototaktische Organismen, wie Purpurbakterien, sich befinden, einen kleinen Lichtfleck fallen, so sammeln sich nach einiger Zeit fast sämtliche Bakterien in dem Lichtkreis an, aus dem sie nicht mehr herausgelangen. Sie sind also gleichsam in einer Lichtfalle gefangen. Es kommt dies durch phobotaktische Reaktion der betreffenden Bakterien beim Übergang von Hell zu Dunkel zustande. Der Lichtfleck wird nicht von den Bakterien direkt aufgesucht, sondern sie gelangen zufällig bei ihren ziellosen Bewegungen hinein. Wenn sie nun aber aus der belichteten Zone an die Dunkelgrenze kommen, erfolgt jedesmal durch Umschaltung des Geißelmechanismus eine Rückwärtsbewegung, so daß das betreffende Bakterium wieder in die Hellzone zurückprallt. Eine gleichmäßige Belichtung oder Verdunkelung der betreffenden Stelle hebt natürlich sofort die Wirkung auf, und die Organismen verteilen sich wieder gleichmäßig.

In der gleichen Weise kommen die chemotaktischen Ansammlungen zustande, die sich an einer Kapillare, aus der chemotaktische Stoffe diffundieren, sei es in einem dichten Haufen oder in einem gewissen Abstand vom Diffusionszentrum, in einer ringförmigen Zone einstellen (Abb. 522, 523). Im letzten Falle löst der Übergang aus einer Zone mittlerer Konzentration sowohl in eine niedere wie in eine höhere Konzentration phobische Bewegung aus (Abb. 525).

Man hat diese Bewegung infolge des Zurückprallens auch als „Schreckreaktion" bezeichnet, doch ist dieser psychologisch gefärbte Ausdruck besser zu vermeiden und durch den Ausdruck Unterschiedsreaktion zu ersetzen.

Während die Geißeln der bipolar begeißelten Bakterien bei Eintritt der phobischen Reaktion einfach dauernd rückwärts schwingen, erfolgt die Unterschiedsreaktion bei den meisten Flagellaten und Infusorien in etwas komplizierterer Weise, wie besonders Jennings eingehend fest-

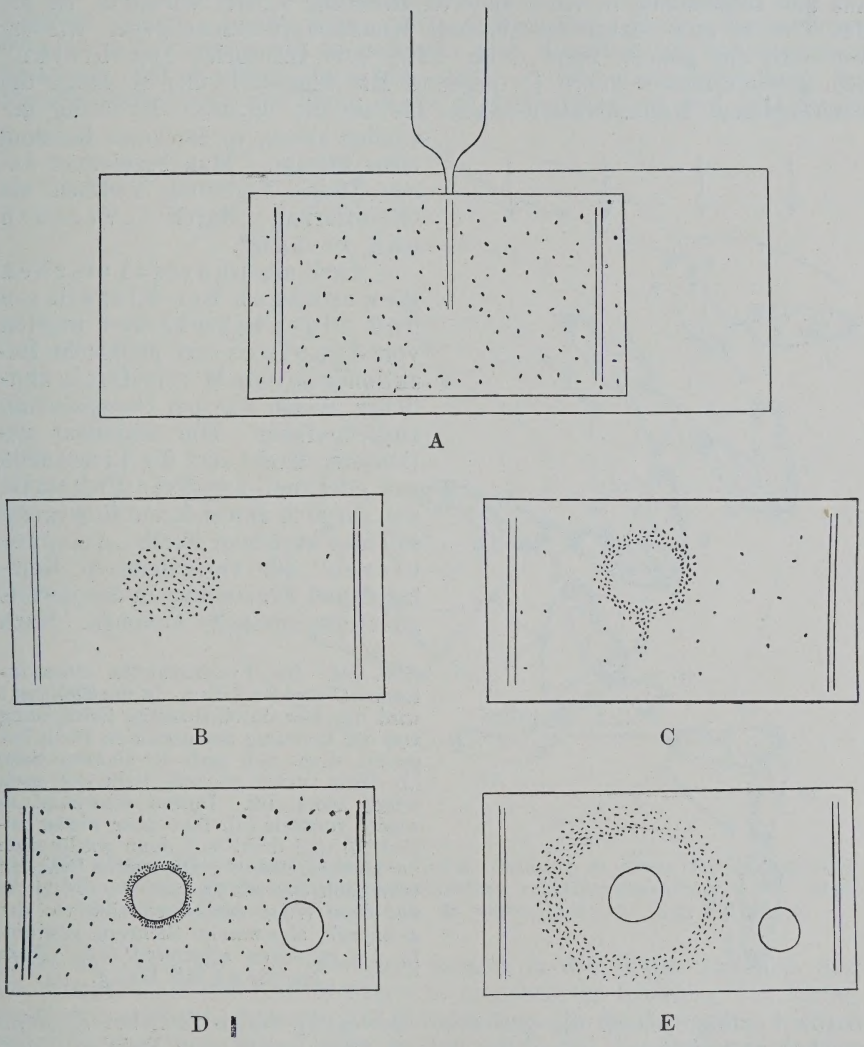


Abb. 523. Chemotaxis von *Paramaecium*. A Chemotaktisches Deckglaspräparat, mit einer Kapillarpipette ist ein Flüssigkeitstropfen unter das Deckglas gebracht worden, der negativ chemotaktisch wirkt. B Positiv chemotaktische Ansammlung. C Dieselbe bei zu hoher Konzentration der betreffenden Lösung. Die Paramäcien haben sich ringförmig im Optimum der Konzentration angesammelt. D Eine Kohlensäure- und eine Luftblase sind unter dem Deckglas. Die erstere (links) wirkt positiv chemotaktisch. die letztere (rechts) ist indifferent. E Dasselbe Präparat einige Minuten später, die Kohlensäure ist zum Teil in das umgebende Wasser diffundiert und hat dort durch ihre zu hohe Konzentration die Paramäcien bis dahin vertrieben, wo sie ihr Kohlensäureoptimum finden. Nach Jennings aus Lang.

gestellt hat. Beim Auftreffen auf eine bestimmte Konzentrationszone machen die Infusorien zunächst Halt und schwimmen durch Schlagen der Wimpern in die entgegengesetzte Richtung (von hinten nach vorn statt von vorn nach hinten) eine kurze Strecke nach rückwärts (Motorreflex). Hierauf bleiben sie stehen, führen eine Wendung des Körpers aus und schwimmen in einer anderen Richtung wieder vorwärts. So oft das Tier in eine reaktionsauslösende Konzentrationszone gerät, wiederholt sich das gleiche Spiel (Abb. 524). Die Infusorien „probieren" also gewissermaßen durch fortgesetzte Richtungsänderung so lange die verschiedenen Konzentrationszonen, bis sie die optimale Richtung gefunden haben, in der keine Reizung mehr erfolgt. Man bezeichnet daher dieses Verhalten vielfach als Orientierung durch „Versuch und Irrtum".

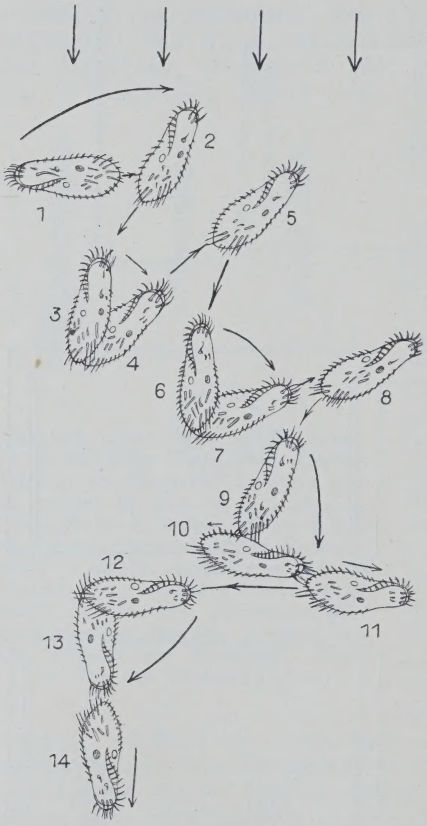


Abb. 524. Die Fruchtreaktion eines Infusors (*Oxytricha fallax*). In der Stellung *1* wird das Tier durch einseitige Erwärmung von der Richtung der parallelen Pfeile her gereizt, dreht sich nach der aboralen Seite (*2*), fährt zurück (*3*) und dreht sich noch weiter aboral (*4*). Darauf schwimmt es wieder vorwärts (*5*), fährt aber wieder zurück (*6*) und dreht sich dann wieder nach der aboralen Seite (*7*). Die gleiche Reaktion wiederholt es noch zweimal (*8—13*), bis es auf diese Weise schließlich eine von der Reizquelle abgewandte Richtung gewinnt, in der es davon schwimmt (*14*). Nach Jennings aus Lang.

Auch die phototaktischen Bewegungen der Flagellaten und Algenschwärmer wurden von Jennings auf phobische Reaktionen mittels Motorreflex in ähnlicher Weise wie bei *Paramaecium* zurückgeführt. Die scheinbar gerichtete, direkt auf die Lichtquelle zu- oder bei negativer Phototaxis von ihr sich abwendende Bewegung soll also auch hier durch „Ausprobieren" der verschiedenen Reizlagen und Einstellung in die jeweils günstigte zustande kommen. Nach Buder erfolgt jedoch die gerichtete Bewegung tatsächlich bei *Euglena* rascher und sicherer, indem nämlich in ganz bestimmter Reizlage, und zwar wahrscheinlich dann, wenn der Augenfleck die Geißelwurzel beschattet, ein bestimmt gerichteter Ruderschlag der sonst rotierenden Geißel erfolgt, der den Körper in die Richtung der Lichtstrahlen einstellt. Die Ausbildung einer physiologischen Asymmetrie am Vorderende bewirkt also mittels des für die phobischen Reaktionen charakteristischen Motorreflexes eine mehr gerichtete Bewegung als die gewöhnliche phobische. Man kann sie mit Metzner daher pseudotopotaktisch bezeichnen.

β) Topotaxis.

Topotaktische Reaktionen sind nach unserer Definition Bewegungen, die von örtlichen Unterschieden der Reizstärke auf verschiedene Flanken des Organismus veranlaßt werden und zu gerichteten Bewegungen führen. Als typisches Beispiel hierfür kann die Galvanotaxis der Infusorien gelten. Leitet man einen elektrischen Strom durch einen Tropfen mit Paramäcien, so sammeln sich dieselben an der negativen Elektrode, der Kathode, an (Abb. 526). Sofort nach Schließung des Stromes stellen sich alle Tiere in die Stromrichtung ein und schwimmen

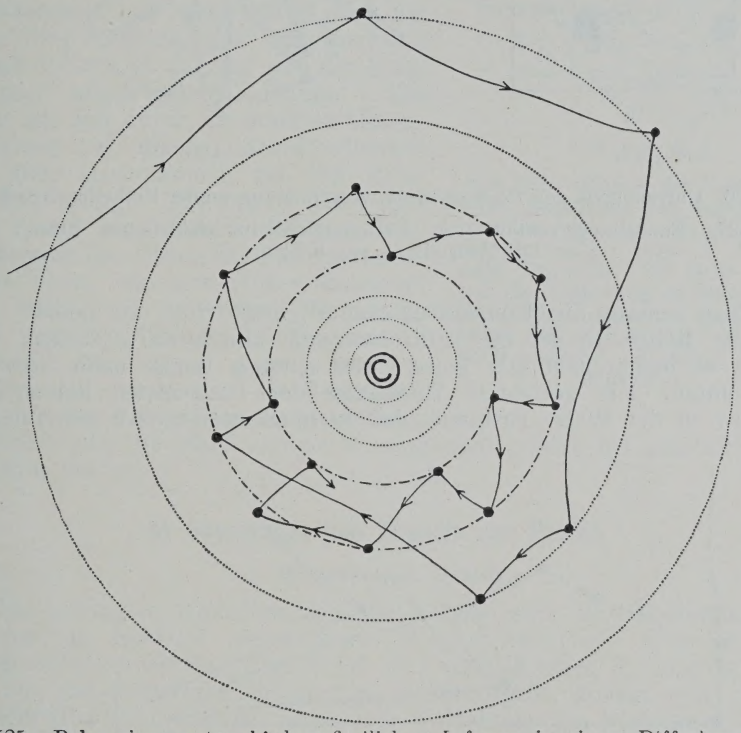


Abb. 525. Bahn eines unterschiedempfindlichen Infusors in einem Diffusionsgefälle; die Kreise verbinden Punkte gleicher Konzentration, *c* Diffusionszentrum, —·— · obere und untere Grenze des Optimums, ● Schreckreaktion. Aus Kühn.

direkt zur Kathode. Die Bewegung kommt in der Weise zustande, daß die Wimpern auf der Kathodenseite in umgekehrter Richtung von hinten nach vorn schlagen, während auf der Anodenseite die Bewegung wie gewöhnlich von vorn nach hinten erfolgt (Abb. 527 *2*). Dadurch werden die Infusorien gewissermaßen in die Stromrichtung „hineingedreht" (Abb. 527 *2*—*5*). Sind sie aber mit ihrer Längsachse zur Stromrichtung orientiert, so werden die Flanken vom Strom gleich stark beeinflußt; nur die Wimpern an der Vorderseite schlagen in umgekehrter Richtung, während die überwiegende Anzahl nach rückwärts schlägt, so daß das Tier direkt auf die Kathode zuschwimmt (Abb. 527 *5*, 528).

Rein topotaktisch erscheint auch die von O. Koehler genau untersuchte negative Geotaxis der Paramäcien in stark CO_2-haltigem Wasser.

Die Tiere schwimmen hierbei unter dem Einfluß der Schwerkraft senkrecht nach oben. Nach Bozler kann auch unter anderen Bedingungen (z. B. Überführen aus normalem Kulturmedium in Teichwasser oder abgestandenes Leitungswasser) gut gerichtete geotaktische Bewegung auftreten, und zwar nicht nur negative, sondern auch positive. Für den

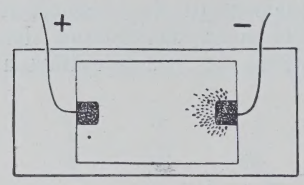


Abb. 526.

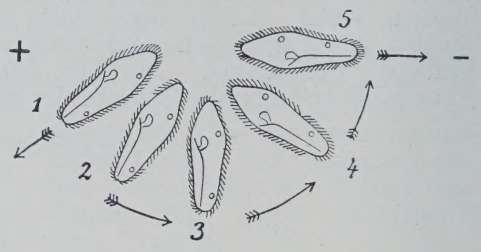


Abb. 527.

Abb. 526. Galvanotaxis von *Paramaecium*, Ansammlung an der Kathode. Aus Kühn.

Abb. 527. Einstellungsreaktion von *Paramaecium* im elektrischen Strom. Nach Jennings aus Kühn.

Umschlag scheint die Temperatur eine wichtige Rolle zu spielen. Legt man die Röhre, in der die Infusorien auf- und abwärts steigen, horizontal, so beschreiben alle Tiere einen schönen Bogen nach oben oder nach unten. Die gerichtete Bewegung der Paramäcien kommt nach Bozler in der Weise zustande, daß in horizontaler oder schiefer Lage

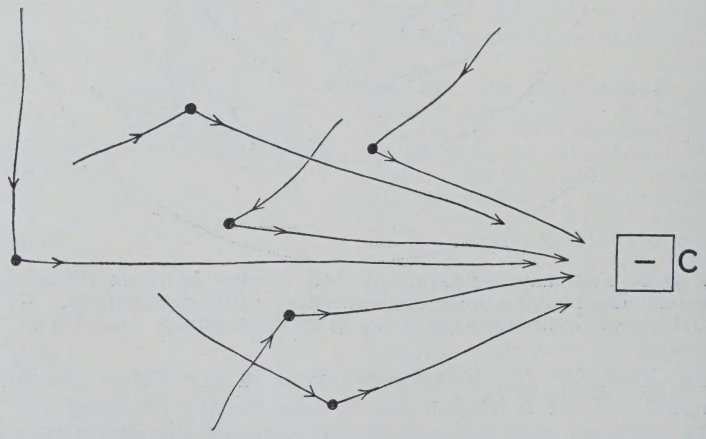


Abb. 528. Bahnen einiger Paramäcien bei der galvanotaktischen Reaktion, Gegend der Kathode *C*. ● Einstellungsreaktion beim Schließen des Stromes. Aus Kühn.

(bei negativer Geotaxis) die Cilien der Unterhälfte stärker schlagen als die der Oberhälfte. „Diese Ungleichheit des Cilienschlages oben und unten dauert so lange, bis das Tier mit dem Vorderende nach oben gewandt ist." Dann schwimmt das Tier gerade aus.

Ein echter Fall von Topotaxis liegt auch in der von Pfeffer zuerst bekannt gewordenen, durch Apfelsäure ausgelösten, gerichteten

Ansammlung der Farnspermatozoiden (s. Abb. 123, S. 148) vor, die neuerdings Metzner eingehender analysiert hat. Der Reiz wird hier von den Cilien rezipiert, und die Reaktion besteht entweder in einer Beschleunigung oder Hemmung der Cilienbewegung. Die Reaktionszeit beträgt etwa 0,1 Sek. Da die Farnspermatozoiden bei der Vorwärtsbewegung etwa 4—5mal pro Sekunde um ihre Längsachse rotieren, so wird während der Reaktionszeit die gereizte Flanke um etwa 180° gedreht, und die Reaktion erfolgt daher erst auf der von der Reizrichtung abgewendeten Flanke. Die Folge ist, daß durch die stärkere Cilienbewegung auf dieser „Schattenflanke" nun eine Hinwendung auf die Reizrichtung erfolgt. Metzner hat ferner noch darauf hingewiesen, daß der Metachronismus der Cilien der Farnspermatozoiden nicht, wie man früher angenommen hatte, die gerichtete Bewegung stört, sondern die Reaktion geradezu wirksam unterstützen kann, was ersichtlich ist, wenn man die Reaktionszeit und die Reizleitung berücksichtigt. Abb. 529 gibt die Bahn einiger Farnspermatozoiden bei topotaktischer Reaktion wieder.

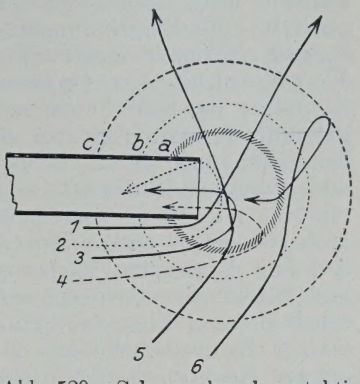


Abb. 529. Schema der chemotaktischen Reaktionen von Farnspermatozoiden. *a*, *b* u. *c* Zonen gleicher Konzentration. Bahn *2*, *3* u. *4* zeigt Topotaxis. Bei Bahn *1* u. *5* war die Ablenkung zu schwach, so daß die Spermatozoiden am Kapillarmund vorbeischwimmen. *6* pseudophobotaktische Reaktion. Nach Metzner.

b) Physiologie und Theorie der Taxien.

α) Webersches Gesetz.

Die geringste Konzentration, die gerade noch eine chemotaktische Ansammlung bewirkt, nennt man „Reizschwelle". Dieselbe liegt für verschiedene Stoffe natürlich bei sehr verschiedenen Konzentrationen. Wie aus den bisherigen Schilderungen hervorgeht, kommt eine chemotaktische Reaktion nur bei ungleicher Verteilung der wirksamen Stoffe zustande. Es muß ein Diffusionsgefälle vorhanden sein. Doch ist es, wie zu erwarten, für den Organismus auch nicht gleichgültig, wenn er sich in einem Milieu befindet, in dem ein chemotaktisch wirksamer Stoff homogen gelöst ist. Vielfach beobachtet man in einer solchen Lösung gesteigerte unruhige Bewegung, doch findet in der Regel eine Gewöhnung an das veränderte Milieu statt. Die Empfindlichkeit gegen einseitige Konzentrationsänderungen desselben Stoffes wird aber durch einen solchen Aufenthalt herabgesetzt. Mit steigender Konzentration der Kulturflüssigkeit muß dann auch bei einseitiger Reizung die Lösung in gleichem Verhältnis erhöht werden. So liegen die Reizschwellen bei *Bacterium termo* nach Pfeffer für Fleischextrakt:

in	Wasser				bei	0,01	Proz.
„	Fleischbouillon	von	0,01	Proz.	„	0,05	„
„	„	„	0,1	„	„	0,5	„
„	„	„	1	„	„	5	„

Das gleiche zahlenmäßige Verhalten ist innerhalb gewisser Grenzen bei vielen Reizvorgängen, nicht nur Taxien oder Tropismen, sondern auch bei Orientierungsbewegungen von Tieren angetroffen worden. Da es auch für die Empfindungen des Menschen, wo diese Gesetzlichkeit von Fechner zuerst festgestellt wurde und unter dem Namen Fechner-Webersches Gesetz bekannt ist, hat man ihm eine große Bedeutung beigelegt, da man hierin eine spezifische, nur für das Reizgeschehen geltende Gesetzlichkeit vor sich zu haben glaubte. Abgesehen davon, daß das sogenannte Webersche Gesetz auf seinem ursprünglichen Gebiet, den Sinnesempfindungen, neuerdings als falsch betrachtet wird oder zumindest mit Recht angefochten wird, „daß ihm überhaupt die mathematische Form und ein psychophysischer Sinn gegeben wird" (Weizäcker), kann eine solche zahlenmäßige Beziehung zwischen Anfangs- und Endglied verschiedener Reaktionsketten auch für ganz andere Erscheinungen (selbst anorganische) zutreffen, so daß das Feststellen derartiger Zahlenbeziehungen über die wirkliche Natur oder Identität derartiger Reaktionsketten nicht das geringste aussagt.

β) Reizanlaß, Reizaufnahme und Reizleitung.

Daß als **Reizanlaß** bei chemotaktischer Reizung nur die zeitliche oder örtliche Herbeiführung eines Unterschiedes des Diffusionsgefälles in Frage kommt, ging aus unserer obigen Schilderung schon ohne weiteres hervor. Diese gleiche Auffassung trifft aber auch für die Phototaxis zu trotz des scheinbar richtenden Einflusses der Strahlenrichtung, wie wir an dem Beispiel von *Euglena* kennen gelernt haben.

Für die geotaktische und galvanotaktische Bewegung dagegen muß wohl in gleicher Weise wie beim Geotropismus der Pflanzen die Richtung der Einwirkung der Schwerkraft resp. des elektrischen Stromes als Reizanlaß angenommen werden.

Die **Rezeption** des Schwerereizes ist wohl bei der Geotaxis von *Paramaecium* die gleiche wie beim Geotropismus der Pflanzen. Auch hierfür ist die Statolithentheorie als Erklärung anwendbar, ja O. Köhler hat für diesen Fall, worauf schon früher hingewiesen wurde, direkt die Statolithentheorie bewiesen. Er hat nämlich durch Versuche gezeigt, daß bei Erhöhung des Schweredrucks die Bewegungsgeschwindigkeit steigt. Paramäcien, die Eisenteilchen gefressen hatten, bewegten sich normalerweise mit 0,08 cm/sec, im Felde eines starken Elektromagneten dagegen mit 0,12 cm/sec mittlerer Geschwindigkeit. „Wenn also zum Druck lediglich des Gewichtes der Einschlußkörper allein im Felde der Erdschwere sich noch die Druckerhöhung infolge der magnetischen Anziehung der Eisenteilchen gesellte, stieg die Geschwindigkeit der Eisentiere um die Hälfte." Eine noch stärkere Beschleunigung der Bewegung kann man nach starkem Zentrifugieren beobachten.

Reizleitung. In neuerer Zeit konnte in mehreren Fällen festgestellt werden, daß bei verschiedenen Protisten Stellen erhöhter oder ausschließlicher Reizempfindlichkeit vorhanden sind. So hat Alverdes für Paramäcien gezeigt, daß nur das Vorderende chemo- und thermotaktisch reizbar ist und daß von hier der Reiz an die anderen Körperpartien und Cilien weitergeleitet werden muß. Desgleichen konnte Buder für *Euglena* und Metzner für die Cilien der Farnspermatozoiden nachweisen, daß die Cilien hier allein als Rezeptionsstellen des Licht- oder chemischen Reizes anzunehmen sind. Im letzten Falle erfolgt

auch eine Weiterleitung des Reizes auf die anderen Cilien des Cilienbandes.

Auch für Spirillen muß eine Reizleitung angenommen werden. Treffen dieselben nämlich mit ihrem vorderen Geißelbüschel auf ein Reizgefälle, dann reagieren sie darauf durch Umdrehung der Schlagrichtung, die unmittelbar darauf auch an dem hinteren Geißelbüschel eintritt (s. auch S. 156). Im letzten Falle kann die Reizleitung nur durch das Protoplasma von einem Geißelpol zum anderen erfolgen. Bei den Infusorien kommt für die Weiterleitung der Reize bei den metachron schlagenden Wimpern, wie wir früher (s. S. 160) schon gesehen haben, nur das Ektoplasma in Frage.

In neuerer Zeit haben amerikanische Forscher (denen andere gefolgt sind) gewisse fibrilläre Strukturen bei verschiedenen Infusorien und Flagellaten nach Analogie mit den Nerven der Metazoen als reizleitende Organellen angesprochen, ja gewisse lokale Verdickungen wurden direkt von ihnen als Zentralorgane, die Gesamtheit der Strukturen als Neuromotorapparat bezeichnet. Für eine reizleitende Funktion oder gar nervöse Natur dieser Strukturen liegt aber nicht der Schatten eines Beweises vor. Sie wird nur auf Grund vager Analogien zu den Verhältnissen der höheren Tiere abgeleitet. Nur Taylor hat überhaupt einen Versuch unternommen, eine Nervenfunktion der betreffenden Fibrillen zu beweisen, indem er mit der micro-dissection-Nadel die Fibrillen durchschnitt. Nach einer solchen Operation traten Unregelmäßigkeiten in der Bewegung auf und daraus schloß er dann auf die Nervenfunktion. Dieser Versuch beweist natürlich nicht das Geringste, da auch bei einer Verletzung statischer Organellen selbstverständlich Unregelmäßigkeiten zu erwarten sind.

γ) Theorie der Taxien.

Eine eingehende Theorie der taktischen Bewegungen gibt es zurzeit nicht. Doch hat Brauner neuerdings mit Recht darauf hingewiesen, daß eine Übertragung der Blaauwschen Theorie auf die lokomotorischen Bewegungen der Einzelligen auf Grund der oben berichteten Untersuchungen von Metzner an Farnspermatozoiden sehr gut möglich ist.

Metzner hat nämlich festgestellt, daß Reize, die anlockend wirken, die Cilienbewegung auch dann beschleunigen, wenn der Reiz von vorn oder allseitig auf das Spermatozoid einwirkt. Es erfolgt dann aber keine Abwendung, keine einseitige Bewegung, sondern nur eine Erhöhung der Fortbewegungsgeschwindigkeit. Somit wäre dieser Fall sehr gut mit den Wachstumsreaktionen bei den Tropismen zu vergleichen. Allseitige Einwirkung bewirkt Erhöhung der Bewegungsgeschwindigkeit, einseitige dagegen nur eine Erhöhung auf einer Seite und daher Wendung zur Reizquelle hin.

Noch mehr lassen sich für eine Deutung im Sinne der Blaauwschen Theorie die geotropischen Bewegungen der Paramäcien nach den Untersuchungen von O. Köhler und Bozler heranziehen. Wir haben oben schon gehört, daß auch hier bei Erhöhung der Schwerewirkung durch in gleicher Richtung wirkende magnetische Anziehungen gefressener Eisenteilchen im Plasma (oder hinzukommende Zentrifugalkraft) die Geschwindigkeit der Cilienbewegung eine wesentliche Beschleunigung erfährt. Einseitige Einwirkung der Schwerkraft in Horizontallage bewirkt aber eine Beschleunigung der Cilienbewegung nur

auf der Unterseite und daher Drehung der Tiere in die Schwerrichtung. Bei dieser weitgehenden Übereinstimmung hinsichtlich des Reizanlasses, der Reizrezeption und der Reizwirkung bei Geotropismus und Geotaxis liegt es natürlich nahe, wie bei erstem, auch bei letztem die Produktion bewegungsbeschleunigender Stoffe auf der Unterseite resp. dem Hinterende für die Geobewegungsreaktionen anzunehmen. Doch ist dieser Gesichtspunkt bei den bisherigen Untersuchungen noch nicht berücksichtigt worden, so daß zurzeit keine Beobachtungen über das Vorhandensein solcher bewegungsbeschleunigender oder bewegungshemmender Stoffe bei den geotaktischen Reaktionen usw. vorliegen. Bei der Kleinheit der Objekte, um die es sich hier handelt, wird sich der Nachweis des Vorhandenseins und der Weiterleitung solcher Stoffe nicht so leicht erbringen lassen. Die Frage muß daher offen bleiben, ob es sich bei den taktischen Bewegungen um die Bildung besonderer chemischer Stoffe handelt, oder ob hier andere, rein physikalische Vorgänge zugrunde liegen.

B. Reizerscheinungen der Tiere.

Das Reizgeschehen der Nervenmuskeltiere vollzieht sich ganz allgemein in der Weise, daß die Reize zunächst von besonderen, zu diesem Zwecke ausgebildeten Zellen oder Organen, den Sinneszellen oder Sinnesorganen aufgenommen, rezipiert werden. So verschieden auch die Reizquellen und Reizanlässe sind, so spezifisch die Rezeptionsorgane für die einzelnen Reizarten angepaßt sind, so wird doch nach Umformung der Reize (Energien) in den Rezeptionsorganen die Energie überall in gleicher Weise durch besondere Zellbestandteile, die Nervenfasern, weitergeleitet, wobei entweder die Leitung direkt zum Erfolgsorgan führt oder aber erst über ein einfacheres oder komplizierteres Zentralorgan.

Die durch das Reizgeschehen bei den Tieren ausgelösten Reaktionen zeigen in ihren Endresultaten, in dem „Gebaren“ und „Verhalten“ der ganzen Tiere im Gegensatz zu dem Verhalten der Pflanzen und Protisten eine erstaunliche Mannigfaltigkeit. Neben den einfachen, maschinenmäßigen Orientierungsbewegungen niederer wirbelloser Tiere, die mit den Tropismen und Taxien äußerlich weitgehend übereinstimmen und daher auch vielfach als solche bezeichnet werden, treffen wir die verschiedenartigsten einfachen und kombinierten Reflexhandlungen bei Wirbellosen und Wirbeltieren bis hinauf zu den zwecktätigen Handlungen der höheren Wirbeltiere. Diese Mannigfaltigkeit im Verhalten der Tiere auf die verschiedenen Reizungen hin ist bedingt durch den verschiedenen Grad, den das Nervensystem, speziell die Rezeptions- und Zentralorgane gewonnen haben. Demgegenüber scheint den eigentlichen Leitungsvorgängen im Nervensystem selbst eine von den Cölenteraten bis zu den Säugetieren reichende Gleichheit zuzukommen. Alle diese Erregungsleitungen sind mit einem Aktionsstrom verbunden, für den ganz allgemein das sogenannte Alles- oder Nichtsgesetz gilt, gegenüber der Verschiedenheit bei den Reizleitungserscheinungen der Pflanzen also in dieser Hinsicht eine große Einheitlichkeit.

Wir haben uns also zunächst zu beschäftigen mit Bau und Funktion der Rezeptionsorgane, weiterhin mit den Vorgängen der Erregungsleitung in den Nervenfasern und den Zentralorganen und schließlich mit dem Gesamtablauf der Reizvorgänge, den Reflexen.

1. Rezeptoren (Sinnesorgane).

Bei den Tieren haben sich mit steigender Entwicklung immer verschiedenartigere und immer feiner konstruierte Mechanismen ausgebildet, durch die die Änderungen der verschiedenen Umweltbedingungen (Energien) aufgenommen, „rezipiert" werden. Es sind die Rezeptoren, die Sinneszellen und Sinnesorgane. Diese Mechanismen ermöglichen den Tieren eine weitgehende Registrierung von Energieänderungen (nicht nur aus ihrer nächsten Umgebung, sondern oft auch aus weiter Ferne), die die verschiedenartigsten Reaktionen im Gefolge haben, die ihrerseits oft einen erstaunlichen Grad von Zweckmäßigkeit aufweisen. Die ökologische Bedeutung der Rezeptoren für das ganze Verhalten der Tiere zur Umwelt ist daher eine außerordentlich große, weshalb ihrem Studium stets ein reges Interesse entgegengebracht wurde. Ein ganz besonderes Interesse beansprucht aber die Physiologie der „Sinne", wegen ihrer interessanten psychischen Begleiterscheinungen beim Menschen, den Empfindungswahrnehmungen. Dieses Interesse beschränkt sich nicht nur auf die rein psychologische Seite der Empfindungen, sondern gilt ebenso der hervorragenden Bedeutung, die ihnen für das Zustandekommen jeder menschlichen Erfahrung zugesprochen werden muß; liegt hier doch eine der Quellen unserer Erkenntnis (s. S. 703 u. f.).

Nervenfasern können, wie wir noch sehen werden, auch direkt durch verschiedene Reize (chemische, elektrische, mechanische) in Erregung versetzt werden, die Reize müssen aber dann ziemlich stark sein. Die Rezeptoren sind aber wesentlich „empfindlicher"; es gehören weit geringere Reizintensitäten zur Auslösung einer Reaktion, ihre „Reizschwelle" liegt tiefer. Sie funktionieren mithin als Auslösungsmechanismen, durch die auch minimale Energieänderungen im organischen System erhebliche Wirkungen auszulösen vermögen. Ihrer Tätigkeit ist der Auslösungscharakter, der den Reizerscheinungen der Tiere im Gegensatz zu denen vieler Pflanzen wohl allgemein zukommt, in erster Linie zu verdanken. Dieser ausgesprochene Auslösungscharakter ist offenbar dadurch ermöglicht, daß die verschiedenen Sinneszellen der Aufnahme und Umformung bestimmter Energien (Reize) in weitgehendem Maße adäquat angepaßt sind, so die Retinazellen der Lichtrezeptoren für die strahlende Energie, die Cortischen Zellen für den Schall usw.

Den Rahmen einer allgemeinen Biologie würde eine wenn auch nur gedrängte vergleichende Übersicht über die verschiedenen Arten der Rezeptoren und ihrer Funktion überschreiten; wir können uns vielmehr auf die Besprechung einzelner allgemeiner, wesentlicher Gesichtspunkte beschränken.

a) Bau der Rezeptoren.

Die eigentlichen reizrezipierenden Elemente der Sinnes- oder Rezeptionsorgane sind die Sinneszellen. Im einfachsten Fall bestehen die Rezeptoren aus vereinzelten in der Körperoberfläche oder den Körperorganen zerstreuten Sinneszellen oder kleinen Gruppen von solchen. Die komplizierteren Rezeptionsorgane bestehen aus einer großen Anzahl von Sinneszellen, wozu die verschiedenartigsten Hilfsstrukturen hinzukommen.

Nach dem Bau der Sinneszellen unterscheidet man drei Arten:

1. primäre Sinneszellen. Hier dienen die Sinneszellen der Rezeption des Reizes und leiten denselben direkt durch einen Nervenfortsatz zum Erfolgsorgan (Abb. 530a).

2. Den sekundären Sinneszellen fehlt der Nervenfortsatz; die Erregung wird durch den sensiblen Ast einer zweiten Nervenzelle (Neuron) weitergeleitet, der am Ende zu einem Fasernetz aufgespalten ist, das die Sinneszelle umgibt (Abb. 530b).

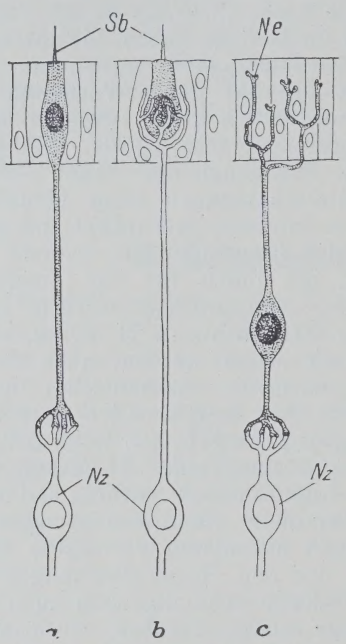


Fig. 530.

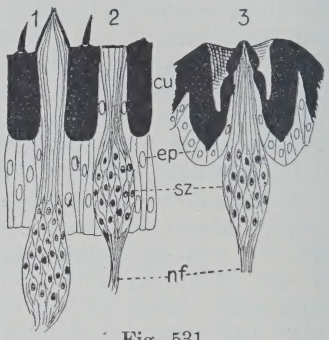


Fig. 531.

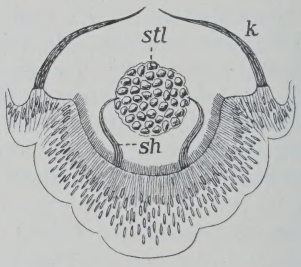


Fig. 532.

Abb. 530. Schema der Sinneszellentypen und ihre Verbindung mit Nervenzellen. a primäre Sinneszelle, b sekundäre Sinneszelle. c Sinnesnervenzelle. *Ne* freie Nervenendigung, *Nz* Nervenzelle, *Sb* Sinnesborste. Aus Kühn.

Abb. 531. Chemische Sinnesorgane von Arthropoden. 1 Riechkegel und 2 Porenplatte von einem Wespenfühler, 3 Grubenkegel (Geschmackskegel) von der Spitze des Gaumenzapfens beim Schwimmkäfer *Dytiscus*. *cu* Cuticula, *ep* Epidermis, *sz* Sinneszellen, *nf* Nervenfasern. Nach Kräpelin und Nagel aus Hesse.

Abb. 532. Statocyste einer Rippenqualle (*Callianira*). Der Statolith *stl* ruht auf Büscheln von Sinneshaaren *sh* und ist überwölbt von einer Kuppel *k* verschmolzener Wimperhaare. Nach R. Hertwig.

3. Die Sinnesnervenzellen. Sie liegen von den Rezeptionsorten entfernt und der Reiz wird durch freie Nervenendigungen, den Reizaufnahmefortsatz einer ± langen peripheren Nervenfaser dieser Zelle (Abb. 530c) rezipiert. Der Zellkörper kann hier weit entfernt von der Oberfläche liegen, z. B. bei Wirbeltieren die Ganglien der sensiblen Nerven neben dem Rückenmark.

Man bezeichnet in der Regel die Rezeptoren nach den beim Menschen mit der Nervenerregung in dem Zentralnervenorgan verbundenen Empfindungsmodalitäten als Gesicht, Gehör, Geruch, Ge-

schmack, Tast-, Temperatur- und Schmerzsinn, wozu noch die sogenannten inneren Sinne hinzukommen, die über die Lage und Bewegung des Körpers mehr oder weniger dunkle Auskunft (Empfindungen) geben. Die menschlichen Empfindungen sind aber in keiner Weise geeignet, objektive Gesichtspunkte für ein wirklich physiologisches Studium und eine objektive Gruppierung der Rezeptionsorgane abzugeben. Daher sieht man auch mit Bethe, Beer und Uexküll am besten von der Bezeichnung „Sinnesorgan" ab und spricht nur von Rezeptoren und Rezeptionsorganen. Wie schon erwähnt, sind die verschiedenen Rezeptoren an verschiedene Energien (Reize) adäquat angepaßt, auf sie abgestimmt, so das Auge für Licht (es kann nur sehen, nicht hören), das Ohr für Schallwellen usw. Daher ergibt sich als beste Einteilung die nach der Art der adäquaten Reize und man unterscheidet:

1. Chemorezeptoren (Geruchs- und Geschmackssinn).
2. Photorezeptoren (Lichtsinn).
3. Thermorezeptoren (Temperatursinn).
4. Tangorezeptoren (mechanische Sinne — Tastsinn, Drehsinn, Schweresinn, Gehörsinn).

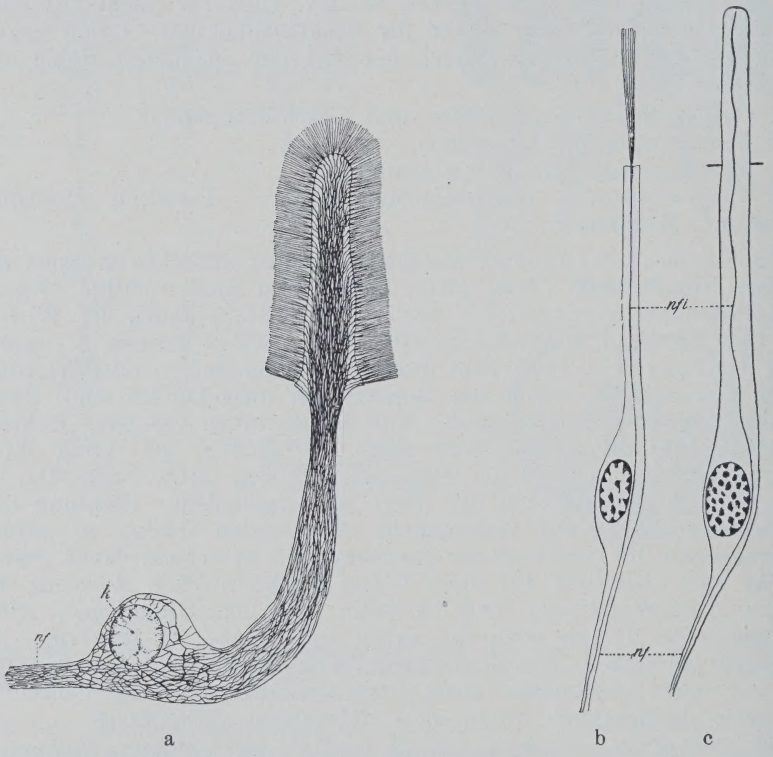
Die Chemorezeptoren bestehen meist aus einfachen Gruppen von primären Sinneszellen (Abb. 531), nur selten sind richtige Organe mit Hilfsstrukturen ausgebildet, wie bei den Riechorganen der Wirbeltiere. Der Rezeption der Schwerkraft dienen vielfach besondere Organe, die als Statocysten bezeichnet werden. Es sind becher- oder bläschenförmige Organe, die innen von Sinneszellen ausgekleidet sind, deren Enden mit Haaren besetzt sind. Auf diesen ruhen ein oder mehrere sogenannte Statolithen, das sind feste Körperchen, die durch ihren Druck auf die Sinneshaare die Sinneszellen reizen (Abb. 532). Da der Druck je nach der Haltung der Tiere in verschiedener Richtung und verschiedener Stärke auf verschiedene Sinneszellen erfolgt, so werden die Sinneshaare in verschiedener Richtung und in verschiedener Stärke gedrückt und vermitteln auf diese Weise die betreffende Richtung der Schwere. Die Statolithen sind entweder von den Organismen selbst hervorgebrachte Gebilde oder von außen eingebrachte Fremdkörper, die miteinander verkleben. Die Zusammensetzung der selbstgebildeten Statolithen ist sehr verschieden, wenn auch im allgemeinen kohlensaurer Kalk unter Beimischung organischer Substanzen vorherrscht.

Die höchste Ausbildung haben die Gehör- und Sehorgane gewonnen, die vielfach mit allerlei Hilfsapparaten ausgestattet sind. Auf die Sehorgane sei hier etwas näher eingegangen. Die reizrezipierenden Zellen sind bei den Photorezeptoren durchweg primäre Sinneszellen, die im einfachsten Falle zerstreut oder zu Gruppen vereint in der Haut sich finden. Charakteristisch für die Sehzellen ist die Ausbildung besonderer Differenzierungen (Endapparate), die der Rezeption dienen und die als Stäbchen, Zapfen und Rhabdomere bezeichnet werden. In vielen Fällen zeigen die Sehzellen einen Besatz von Stiftchen, senkrecht zur Oberfläche dicht nebeneinander stehenden feinen Fasern, die miteinander anastomosieren oder verschmelzen und in den Nervenfortsatz eintreten.

Durch Verminderung der Zahl der Fibrillen und ihrer verdickten Enden (eben der Stiftchen) kommen alle Übergänge bis zu solchen zustande, die nur eine einzige verdickte Fibrille in der rezipierenden

Zelle zeigen. Abb. 533 gibt eine Anzahl derartiger Ausbildungen bei Mollusken wieder.

Wenn auch gelegentlich bei niederen Tieren eine diffuse Verteilung der „Sehzellen" auf der Körperoberfläche der Tiere vorkommt, so sind sie doch in der Regel zu größeren Komplexen vereinigt, an bestimmter Stelle lokalisiert und mit allerhand Hilfsapparaten ausgestattet. In verschiedenen Tiergruppen finden sich die verschiedensten Grade der Ausbildung der Sehapparate, von einfachen Mechanismen, die nur imstande sind, Helligkeitsunterschiede zu registrieren, über Apparate, die für Richtungssehen eingerichtet sind, bis zu solchen, die wie eine



a b c

Abb. 533. Sehzellen von *Limax* (a), einer Kiemenschnecke (b) und von *Pecten* (c). *nf* Nervenfortsatz, *nfi* Neurofibrillen, *k* Kern. Nach Hesse.

photographische Kamera bald undeutliche, bald scharfe Bilder der Umgebung aufzunehmen vermögen.

Das einfache Sehorgan eines Turbellars zeigt uns die Abb. 534. Es besteht aus einer einzigen Sehzelle mit einem Stiftchensaum, die von einer becherartigen Pigmentzelle umfaßt ist, während sie am anderen Ende sich in eine Nervenfaser fortsetzt. Ein derartiges Sehorgan wird als invertiertes Pigmentbecherozell bezeichnet und vermag natürlich nur Helligkeitsunterschiede zu rezipieren, und zwar infolge der bestimmten Pigment- und Stiftchensaumsanordnung, nur Helligkeitsunterschiede, die in bestimmter Richtung das Organ treffen (einfachstes „Richtungssehen"). Ein komplizierteres Gebilde derselben Art, das

aus vielen Sinneszellen zusammengesetzt ist, ist in der Abb. 535 von einem andern Turbellar, *Planaria gonocephala* abgebildet; die Zahl der

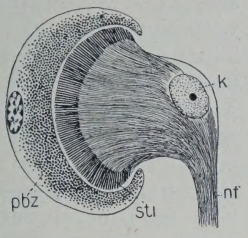


Abb. 534.

Abb. 534. Invertierter Pigmentbecherocell von *Polycelis*. Schematisch. *K* Kern der Sehzelle, *nf* Nervenfortsatz derselben, *sti* Stiftchensaum, *pbz* Pigmentbecherzelle. Nach Hesse.

Abb. 535. Invertierter Pigmentbecherocell von *Planaria gonocephala*. Schematisch. *ep* Epidermis, *px* Pigmentzelle, *sz* Sehzelle, die einen am Ende mit Stiftchensaum versehenen Kolben in den Pigmentbecher schickt. Nach Hesse.

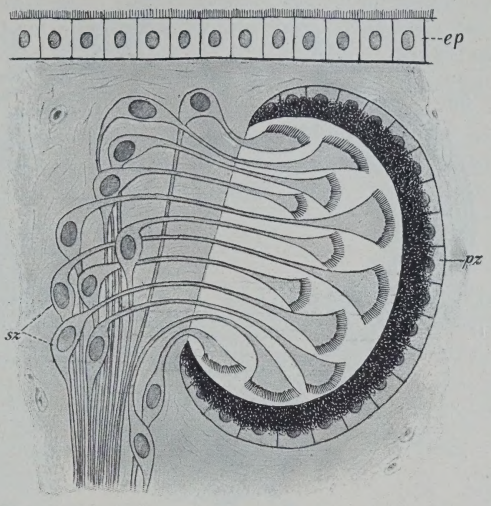


Fig. 535.

Sinneszellen beträgt bereits über 150, dementsprechend ist auch die Zahl der Pigmentzellen vermehrt.

Auch die einfachen Grubenaugen, wie sie z. B. bei vielen Anneliden und manchen Mollusken sich finden, sind nur für einfaches Richtungssehen geeignet. Doch zeigt die vergleichende Betrachtung, wie bei den verschiedenen Gruppen der Anneliden und Mollusken aus einem Grubenauge ein zum Bildsehen eingerichtetes Kameraauge entstanden ist. Dadurch, daß die Grube geschlossen wird und sich mit einer sezernierten lichtbrechenden Substanz füllt, kommt es zur Ausbildung eines einfachen optischen Apparates einer Kamera, die durch

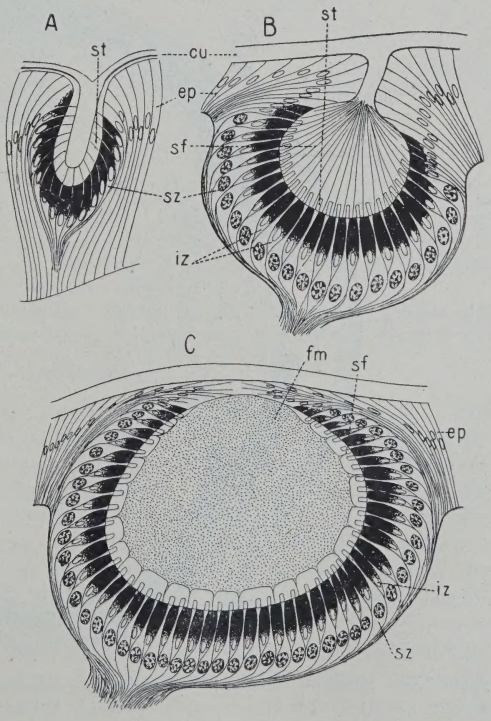


Abb. 536. Entwicklungsreihe der Annelidenaugen: Auge von *Ranzania* (A), *Syllis* (B) und *Nereis* (C). *cu* Cuticula, *ep* Epidermis, *sz* Sinneszellen mit den Stäbchen *st*, *iz* indifferente Epithelzellen, zugleich Sekretzellen, deren Sekretfäden *sf* die Füllmasse *fm* liefern. Nach Hesse.

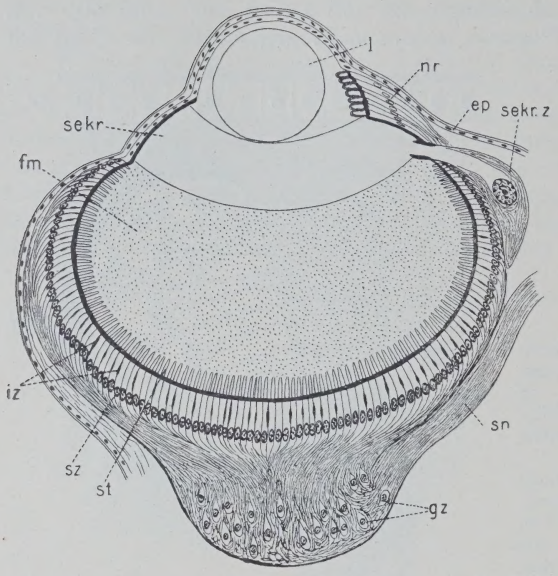


Abb. 537. Auge des Ringelwurms *Alciopa*. Bezeichnungen wie in Fig. 536; dazu *l* Linse, *nr* Nebenretina, *sekr.z* Sekretzelle, welche die Sekretmasse liefert, *gx* Ganglienzellen, *sn* Sehnerv. Nach Hesse.

weitere Ausbildung lichtbrechender Organe (Linsen) noch weiterhin vervollkommnet wird (Abb. 536, 537). Hand in Hand damit vollzieht sich eine Vermehrung der Sinneszellen am Grund der Grube, wodurch immer mehr Bildpunkte der Außenwelt im Inneren zur Rezeption gelangen können. Während die Bilder bei den primitiveren Formen infolge der geringen Anzahl der rezipierenden Zellen (Stäbchen) nur äußerst verschwommen sein können, werden sie natürlich mit steigender Zahl immer deutlicher und vollkommener werden.

Auch das Auge der Wirbeltiere (Abb. 538) ist ein Kameraauge das

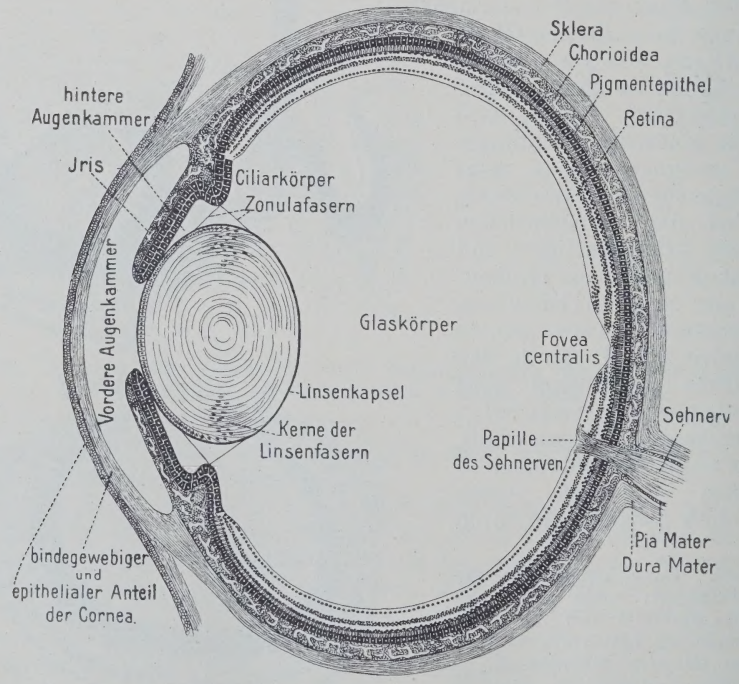


Abb. 538. Schema des Wirbeltierauges. Ausmaße der Zellen in falschem Verhältnis. Nach Hesse.

aber infolge einer ganz anderen Entstehung (teils aus Gehirn, teils aus Epidermis) trotz der weitgehenden äußeren Ähnlichkeit mit den Kameraaugen mancher Wirbellosen, z. B. denen der Tintenfische, ganz anders organisiert ist. Dies ist ein Beispiel einer weitgehenden Konvergenz in der Ausbildung von Organen der gleichen Funktion bei nicht näher verwandten Tieren, also von Organen, die in morphologischer Hinsicht nicht homolog sind.

Bei den Augen der Wirbeltiere wird die Retina (Abb. 539, 540) nach außen von einer Schicht von Pigmentzellen umgeben und besteht aus mehreren Schichten. Die Schicht der Sehzellen liegt zu äußerst,

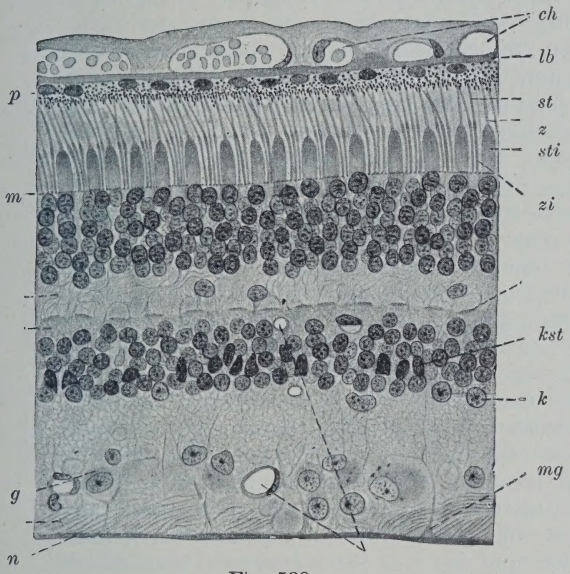


Fig. 539.

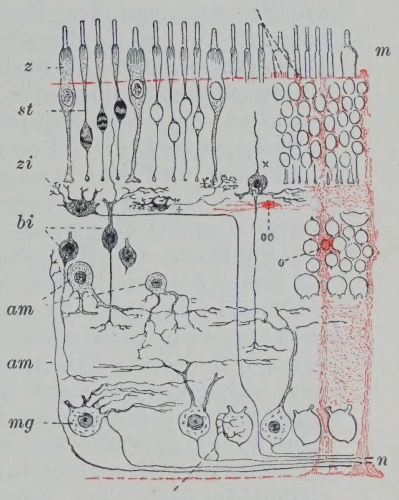


Fig. 540.

Abb. 539. Schnitt durch die Retina eines Menschen. (360/1). *am* Amakrinen, *bi* bipolare Ganglienzellen, *ch* Chorioidea mit Gefäßen, *g* Ganglienzellenschicht, *kst* Kerne der Stützzellen, *lb* Lamina basalis, *m* Membrana limitans externa, *mg* multipolare Ganglienzellen, *n* Nervenfaserschicht, *st* Stäbchen, *z* Zapfen, *sti* und *zi* Stäbchen- und Zapfeninnenglieder. Nach Stöhr.

Abb. 540. Schema der menschlichen Retina. Stützsubstanz (Glia) rot. ○ Kern der Stützlamelle, ○○ konzentrische Stützzelle. *x* Fortsatz des Bipolaren. Weitere Bezeichnungen wie in Fig. 539. Nach Stöhr.

dem Pigmentepithel direkt an und besteht aus Stäbchen- und Zapfenzellen. Dann folgt eine Schicht von bipolaren Verbindungszellen und hierauf die Sehnervenzellen, deren Ausläufer, die Nervenfasern, die Innenwand der Retina bedecken (bis auf eine Stelle, die Fovea centralis) und sich zum Sehnerv vereinigen (Abb. 538), der die Retina an einer Stelle durchbricht. Bei den Kameraaugen der Mollusken dagegen liegen die Sinneszellen an der inneren Seite der Retina und die Nervenfasern gehen direkt nach außen zum Zentralorgan. Die Lichtstrahlen müssen daher beim Wirbeltierauge die Schicht der Nervenfasern und die Sehnerven erst durchdringen, ehe sie an die eigentlichen rezipierenden Zellen gelangen. Auf die genauere Ausbildung der komplizierten Hilfsstrukturen (Cornea, Linse) des Wirbeltierauges, sowie

der Einrichtungen, die der Einstellung der „Kamera" für verschiedene Entfernungen dienen, braucht hier nicht weiter eingegangen zu werden. Mit diesen wenigen Andeutungen über die Ausbildung der Rezeptionsorgane wollen wir uns begnügen und uns der Physiologie der Rezeptoren zuwenden.

b) Physiologie der Rezeptoren.

Die vergleichende Sinnesphysiologie hat in den letzten Jahrzehnten eine außerordentlich intensive Bearbeitung erfahren, ja man kann geradezu sagen, daß sie das Lieblingsgebiet der heutigen zoologischen Forschung (wenigstens in Deutschland) ist. Was aber heute meist bearbeitet und von den Zoologen als Sinnesphysiologie bezeichnet wird, das ist nur zum allergeringsten Teil Physiologie der Sinnes- oder Rezeptionsorgane. Vielmehr handelt es sich fast ausschließlich um Untersuchungen über das „Verhalten" der ganzen Tiere, d. h. die Reaktion des Gesamtorganismus auf bestimmte Reize (Energieänderungen), wobei die Physiologie der Rezeptoren nur insofern Berücksichtigung und Bearbeitung erfährt, als geprüft wird, inwieweit verschiedene Tiere auf verschiedene Reize (resp. Reizintensitäten und Reizqualitäten) reagieren. Die eigentlich physiologischen Probleme, wie die Funktion der Rezeptionsorgane, werden dadurch kaum berührt[1]). Ja selbst die reiche Bearbeitung, die die Physiologie der Sinnesorgane schon seit Jahrzehnten in der menschlichen Physiologie erfahren hat, erstreckt sich vorwiegend oder fast ausschließlich auf die Funktionen der verschiedenen Hilfsapparate der Rezeptoren (wie z. B. die Dioptrik und Akkommodation der Sehorgane) oder auf die Natur, Qualität und Quantität der wirksamen Reize und ihren Zusammenhang mit den im Zentralorgan vermittelten Empfindungen (Farbensehen, Hellsehen usw.). Die allgemeinphysiologisch wichtigste Funktion der Rezeptionsorgane, die eigentliche Rezeption, die Aufnahme und Umwandlung der einwirkenden Energien in den Sinneszellen und die Art ihrer Weiterleitung durch Erregungsleitung zum Zentralorgan ist aber heute noch so gut wie unbekannt, und es liegen wenige Versuche experimenteller und theoretischer Art vor, die diese interessantesten Probleme der Sinnesphysiologie einer Erklärung näher bringen[2]). Am weitesten vorgedrungen ist noch die Analyse der Lichtrezeption, die wenigstens gewisse Aufschlüsse in diesen Fragen gewährt und etwas in die dunklen Probleme vordringt. Diese Ergebnisse allein sollen hier Berücksichtigung finden. Vorausschicken müssen wir aber zunächst einige allgemeine Bemerkungen über die Rezeption von Reizen.

α) Allgemeine Bemerkungen über Reize und Empfindungen.

Wie schon einleitend bemerkt, sind die verschiedenen Rezeptionsorgane den verschiedenen Reizen (Energien), wie Licht, Schall, chemische Energie usw. adäquat angepaßt, d. h. jedes Rezeptionsorgan ist

1) Das Studium des sog. „Verhaltens" der Tiere auf bestimmte Reize hin ist natürlich die notwendige Vorarbeit für jede tiefer dringende, physiologische Analyse der Sinnesfunktionen der Tiere.

2) Die geringen Kenntnisse der Physiologie der Rezeptionsorgane sind verständlich in Anbetracht der großen Schwierigkeiten, die diese Probleme der objektiven Forschung bereiten.

nur für bestimmte Energien empfänglich. Beim Menschen sind mit der Rezeption der „Reize" im Zentralorgan Vorgänge verbunden, die uns als Empfindungen bewußt werden. Den durch die verschiedenen Sinnesorgane übermittelten Reizen entsprechen verschiedene Empfindungsmodalitäten. So werden durch die Lichtrezeptoren verschiedene Helligkeits- und Farbempfindungen erzeugt, also verschiedenartige Empfindungen, die wir aber als wesensverwandt ansprechen. Die von verschiedenen Rezeptionsorganen ausgelösten Empfindungen erscheinen uns dagegen als völlig wesensverschieden. Es ist unmöglich, etwa den Grad einer Wärmeempfindung (Temperatursinn) mit der Stärke der Rotempfindung (Auge) zu vergleichen, die ein Rot von bestimmter Intensität auslöst. Und ebensowenig können Töne und Farben miteinander verglichen werden. Die wesensverschiedenen Empfindungen beizeichnet man als Empfindungsmodalitäten (Sehen, Hören, Schmecken), die wesensgleichen als Empfindungsqualitäten (hell, dunkel, grün, blau resp. sauer, süß etc.). Die adäquate Adaptation der Rezeptionsorgane des Menschen kommt also dadurch zum Ausdruck, daß die Reizung eines bestimmten Sinnesorgans bestimmte Modalitäten von Empfindungen erzeugt.

Für jedes Sinnesorgan gibt es nun adäquate Reize, d. h. nur bestimmte Energiearten wirken in der Regel hier als Reize. Andere Energien gelangen in manchen Fällen, wie bei dem in die Tiefe versenkten Wirbeltierauge und dem gleichfalls verborgenen inneren Ohr entweder überhaupt nicht an die rezipierenden Zellen oder aber es sind, wo dies doch geschieht, die empfindlichen Sinneszellen für die adäquaten Reize in ganz besonderem Maße empfindlich, für andere Reize dagegen völlig unempfindlich oder sehr wenig empfindlich. Diese Tastache ist jedermann aus eigener Erfahrung bekannt; sie läßt sich aber auch indirekt durch Tierversuche feststellen. Es besteht also eine spezifische Disposition der einzelnen Rezeptionsorgane für bestimmte Reizformen (Energien).

Doch vermögen auch inadäquate Reizarten in verschiedenen Sinnesorganen Wirkungen auszulösen, und die Selbstbeobachtung zeigt, daß in diesem Fall die betreffenden Organe auch auf inadäquate Reize mit den ihnen eigenen Empfindungen antworten. So wird der Druck auf das Auge oder die Durchleitung eines galvanischen Stromes durch den Kopf als eine Lichterscheinung empfunden und wahrgenommen, während der galvanische Strom beim Passieren der Nase eine Geruchsempfindung, im inneren Ohr ein Geräusch hervorruft. Von diesen Tatsachen hat Johannes Müller sein bekanntes Gesetz von den spezifischen Sinnesenergien abgeleitet, welches besagt, daß, wie immer die Sinnesnerven erregt werden mögen (durch adäquate oder inadäquate Reize oder durch direkte Reizung von Sinnesnerven), sie stets mit der Produktion ihrer spezifischen Empfindungsmodalität reagieren.

In dieser extremen Form kann allerdings das Gesetz heute nicht mehr als gültig angesehen werden. Vor allem spricht dagegen, daß die Fülle der verschiedenen Empfindungsqualitäten nicht durch die Reizung von Nerven auslösbar ist. So ruft der galvanische Strom im Auge je nach der Stromrichtung eine verschiedene Farbeempfindung hervor und im Geschmacksorgan kann der Strom je nach seiner Richtung einen saueren oder alkalischen Geschmack erzeugen. Die Rezeptionsorgane sind also in ihrer ganzen Totalität (von den peripheren Organen bis zum Zen-

trum) als dem äußeren Reiz adaptiert anzusehen, und auch die bestimmte Art oder Form, in denen der äußere Reiz einwirkt, ist nicht ohne Bedeutung für die bestimmten Empfindungsqualitäten.

Obwohl gewisse Beziehungen zwischen der Physiologie der Rezeptionsorgane und dem Auftreten bestimmter Empfindungen bestehen, die sich hauptsächlich in der Qualität der Empfindung feststellen und analysieren lassen, so besteht doch eine große Relativität und Subjektivität hinsichtlich der Erkenntnis auf Grund der Sinnesfunktionen, und ihre naturwissenschaftliche (also objektive) Analyse wird erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht dadurch, daß die Empfindungen (als Indikator der Reaktion), nicht nur subjektiv, sondern auch relativ sind. Letzteres kommt darin zum Ausdruck, daß es kein Verfahren gibt, um die Intensität der Empfindungen mit der erregenden äußeren Energie zu vergleichen, mit anderen Worten, um die Empfindungen zu messen. So paradox es auch klingen mag: die Sinnesphysiologie muß bestrebt sein, das eigentlich Sinnliche, die Sinnesempfindungen soweit als möglich zu eliminieren und an Stelle der subjektiv psychologischen Begriffe objektive Begriffe und objektive Meßverfahren treten zu lassen. Nur auf diesem Wege erscheint ein wirklich tieferes Eindringen in die hier vorliegenden physiologischen Fragen möglich.

Im Widerspruch zu der hier vertretenen Auffassung scheint nun allerdings die Tatsache zu stehen, daß gerade auf dem Gebiet der Empfindungen, also dem psychologischen, subjektiven Gebiet, eine zahlenmäßige Gesetzmäßigkeit festgestellt wurde, die in ähnlicher Weise späterhin auch bei anderen objektiv feststellbaren Reizerscheinungen angetroffen wurde und der man deshalb eine weitgehende Gültigkeit für alles Reizgeschehen zuzusprechen geneigt war. Es ist das schon früher erwähnte Webersche Gesetz, das H. E. Weber (1831) zuerst für den Drucksinn feststellte. Er prüfte, wann nach Auflegen verschiedener Gewichte auf ein und dieselbe Hautfläche ein Druckunterschied wahrgenommen wurde. Dabei zeigte sich, daß der gerade noch wahrnehmbare Druckunterschied bei Steigerung des Gewichtes nicht konstant blieb, sondern daß mit steigendem Gewichtszuwachs proportional auch die Unterschiedsempfindlichkeit abnimmt. Beträgt z. B. bei Belastung mit 14 g der nächst höher wahrgenommene Druck 15 g (der Unterschied also 1 g), so wird nach Belastung mit 28 g erst ein solcher von 30 g eben wahrgenommen, bei 56 g ein solcher von 60 g usw.

Man hat diese Beziehungen als Fechner-Webersches Gesetz bezeichnet und vielfach in der Weise mathematisch formuliert, daß bei Verstärkung des Reizes die Empfindung proportional den Logarithmen des Reizes wachse ($E = \log R$.).

Gegen die Annahme einer derartigen mathematischen Gesetzlichkeit psycho-physischer Zusammenhänge sind jedoch prinzipielle Einwände zu erheben. Eine Gleichsetzung mathematischer und psychischer Größenbegriffe beruht auf einer völligen Verkennung des mathematischen Gleichheitsbegriffes, da psychische Gleichheitseindrücke nicht nur nicht meßbar, sondern überhaupt nicht mathematisch faßbar sind. Es läßt sich leicht zeigen (worauf hier aber nicht näher eingegangen werden soll), daß feste Größenbegriffe auf Empfindungen überhaupt nicht anwendbar sind, und somit jede mathematische Formulierung psychophysischer Beziehungen wissenschaftlich unkorrekt ist. „Nicht die empi-

rische Richtigkeit des Fechnerschen Gesetzes wird hier angefochten, sondern daß ihm überhaupt die mathematische Form und ein psychophysischer Sinn gegeben wird" (v. Weizsäcker). Abgesehen von diesen prinzipiellen Einwänden können aber die Beziehungen von der Art, wie sie Weber bei den Druckrezeptoren nachwies, auch nicht einmal bei rein physiologischer Deutung und auch nicht bei ihrer Anwendung auf rein physiologische Reizerscheinungen als Gesetz bezeichnet werden, da sie nur innerhalb sehr geringer (mittlerer) Grenzen bestehen, während sie bei höheren und niederen Reizintensitäten völlig anders sind.

β) Analyse der Photorezeption.

Nach diesen Vorbemerkungen wenden wir uns der Besprechung einiger allgemeiner Ergebnisse zu, die mittels objektiver Verfahren über die Vorgänge der Photorezeption erzielt wurden. Das Wesentliche bei der Photorezeption ist die Umwandlung von strahlender Energie in der Retina, die durch Nervenerregung zum Zentralorgan weitergeleitet wird, wo sie (beim Menschen) als Helligkeit und Farbe empfunden wird. Die Art der Sehempfindungen, also die psychologische Seite, ist im weiten Maße analysiert und es sind vielfach auch Versuche unternommen worden, den Zusammenhang zwischen den verschiedenen Sehempfindungen und den physiologischen Vorgängen im Auge resp. der Retina aufzudecken. Wenn auch viele interessante Einzelerfahrungen und einige geistreiche Hypothesen über diese Zusammenhänge vorliegen, so sind wir doch noch weit davon entfernt, eine befriedigende, allen experimentellen Tatsachen gerecht werdende Theorie des Sehens zu besitzen. Ja, man kann die Frage aufwerfen, ob eine solche auf diesem Wege überhaupt möglich ist. Denn alle Lösungsversuche gehen von der Voraussetzung aus, daß jeder bestimmten Empfindung ein bestimmter physiologischer Prozeß zugeordnet sei (psychophysischer Parallelismus). Abgesehen davon, daß in Anbetracht des alogischen Verhältnisses des Physischen zum Psychischen (vgl. S. 699) diese Voraussetzung unbeweisbar ist, es läßt sich bisher auch nicht der Anteil der Zentralorgane am Zustandekommen der so verschiedenartigen optischen Empfindungen feststellen (dasselbe gilt auch für andere Sinnesorgane, wie das Gehörorgan). Was bisher durch Versuche verschiedener Art geprüft ist, das sind fast nur Beziehungen zwischen den optischen Reizen verschiedener Intensität und Qualität unter den verschiedenen äußeren und inneren Bedingungen und den dabei auftretenden Empfindungen. Die Vorgänge zwischen der Reizaufnahme und dem Auftreten der Empfindung im Zentralorgan sind aber zum größten Teil unbekannt.

Man nimmt heute allgemein an, daß die Erregung der Nervenempfindung in der Retina durch das Licht die Folge einer photochemischen Reaktion ist. Im Wirbeltierauge ist tatsächlich auch eine photochemische Reaktion bekannt, die sich am sogenannten Sehpurpur abspielt, worauf wir noch zurückkommen. Neuerdings hat nun S. Hecht durch eingehende experimentelle Untersuchungen an der Muschel *Mya arenaria* und der Seescheide *Ciona intestinalis,* die auf Lichtänderungen durch Kontraktion reagieren (diese Tiere besitzen keine typischen Lichtsinnesorgane, sondern nur eine allgemeine Lichtempfindlichkeit der Haut), das Vorhandensein einer photochemischen Primärreaktion so gut

wie bewiesen, ein Ergebnis, das sich ebenso wie andere Resultate dieser Untersuchungen auch auf die Photorezeption im Kameraauge der Wirbeltiere teilweise übertragen läßt.

Bei plötzlicher Zunahme von Belichtung erfolgt bei *Ciona* eine Zusammenziehung des ganzen Körpers, bei *Mya* eine solche der Siphonen, und zwar erfolgt die Reaktion nach Ablauf einer meßbaren Zeit, der sogenannten Reaktionszeit. Hecht konnte nun nachweisen, daß sich die Reaktionszeit aus zwei Perioden zusammensetzt, einer Sensitivierungszeit, während der die lichtempfindliche Haut dem Licht ausgesetzt werden muß, und einer sich anschließenden Latenzzeit, bei der keine Belichtung nötig ist. Hecht nimmt an, daß in der Sensitivierungszeit sich ein photochemischer Prozeß vollzieht, während in der Latenzzeit eine „einfache" chemische Reaktion abläuft, und zwar auf Grund folgender Tatsachen:

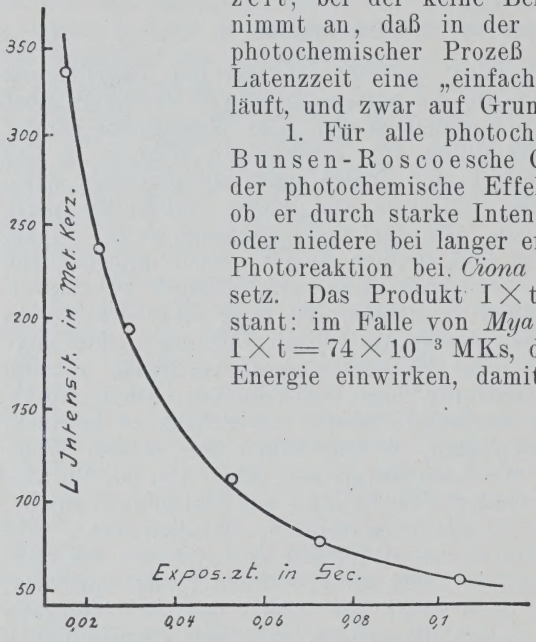


Abb. 541. Beziehung zwischen Expositionsdauer und minimaler Intensität, die nötig ist, um eine Reaktion zu erhalten. *Mya arenaria*. Nach S. Hecht aus Buddenbrock.

1. Für alle photochemischen Prozesse gilt das Bunsen-Roscoesche Gesetz, welches besagt, daß der photochemische Effekt gleichbleibt, gleichgültig, ob er durch starke Intensität bei kurzer Einwirkung oder niedere bei langer erzielt wird ($E = I \times t$). Die Photoreaktion bei *Ciona* und *Mya* folgt diesem Gesetz. Das Produkt $I \times t$ ist in beiden Fällen konstant: im Falle von *Mya* $I \times t = 62$ MKs, bei *Ciona* $I \times t = 74 \times 10^{-3}$ MKs, d. h. bei *Mya* müssen 62 MKs Energie einwirken, damit eine Reaktion eintritt, bei *Ciona* 74×10^{-3}, gleichgültig, ob dieser Wert durch kurze intensive oder lange schwache Belichtung zustande kommt (Abb. 541) [1]).

2. Eine weitere Eigentümlichkeit photochemischer Reaktionen besteht darin, daß ihr Temperaturkoeffizient (für 10^0) nahezu gleich 1 ist; sie sind also fast unabhängig von der Temperatur. Die Primärreaktion zeigt ebenfalls bei *Mya* diesen Temperaturkoeffizienten; er beträgt für 10^0 1,06. Damit scheint gezeigt, daß der Anfangsprozeß der Lichtrezeption in einer photochemischen Reaktion besteht und daß, um eine Minimalreizung zu erzeugen, eine bestimmte Menge lichtempfindlicher Substanz (S) im Rezeptionsorgan durch Licht zersetzt werden muß. Weitere Versuche und Überlegungen machen es wahrscheinlich, daß es sich dabei um eine bimolekulare Reaktion handelt, bei der der lichtempfindliche Stoff S in zwei Stoffe P und A zerlegt wird.

3. Während der Latenzzeit spielen sich zwei Vorgänge ab; zunächst eine Reaktion in den Sinneszellen, die relativ lange dauert; ihr folgt die relativ schnelle Weiterleitung des Reizes, von der wir hier absehen

1) Man beachte die weitgehende Übereinstimmung mit dem Reizmengengesetz (s. S. 634).

können. Verlängert man die Expositionszeit (bei konstanter Intensität), so verringert sich die Latenzzeit; die Latenzzeit ist also umgekehrt proportional zur Expositionszeit. Da nun der Expositionszeit der Effekt der Zerlegung des lichtempfindlichen Stoffes S direkt proportional ist, so ist anzunehmen, daß die Dauer der Latenzzeit von der Konzentration der Produkte P und A abhängt, die während der photochemischen Sensitivierungsperiode gebildet werden. Ferner nimmt die Latenzzeit mit zunehmender Temperatur ab, d. h. die Geschwindigkeit der in ihr stattfindenden Reaktion steigt mit der Temperatur, und zwar mit einem Temperaturkoeffizienten von 2,7. Das ist aber der Temperaturkoeffizient einer einfachen chemischen Reaktion. Da sie außerdem von der Konzentration der Produkte P und A abhängt, kann man annehmen, daß sie eine einfache chemische Reaktion ist.

Wie wohl alle Photorezeptoren zeigen auch die von *Mya* und *Ciona* die Eigenschaft der Hell- und Dunkeladaptation. Setzt man sie kräftiger Belichtung aus, so verringert sich sehr rasch die Empfindlichkeit, so daß zur Hervorrufung einer Reaktion eine viel längere Expositionszeit (resp. eine stärkere Lichtintensität) notwendig ist. Umgekehrt wird bei Zurückversetzung der Tiere in das Dunkel allmählich die ursprüngliche Empfindlichkeit wiederhergestellt. Während kurz nach Einbringen der Tiere in den Dunkelraum eine Expositionszeit von 2 Sekunden notwendig ist, wird sie allmählich immer kürzer, bis sie nach etwa 30 Minuten 0,2 Sekunden beträgt, womit die Dunkeladaptation vollendet ist. Übertragen wir die oben erwähnte Auffassung, daß während des Primäreffektes eine bestimmte lichtempfindliche Substanz S durch das Licht zersetzt wird, auf die Dunkeladaptation, so bedeuten die Differenzen der für die Reizung notwendigen Expositionszeiten Differenzen der zur Schaffung dieser Zersetzung notwendigen Zeiten. Mit anderen Worten, die von der Lichtexposition abhängige Geschwindigkeit nimmt während der Dunkeladaptation allmählich zu. Die ganzen Erscheinungen werden verständlich durch die Annahme, daß in der Dunkelheit die durch Zerfall unter der Einwirkung des Lichtes aus der lichtempfindlichen Substanz S gebildeten Produkte P und A wieder reversibel in S zurückverwandelt werden[1]).

Die Adaptation läßt sich somit als Bildung eines stationären Zustandes auffassen, in dem auf Grund der umkehrbaren Reaktion $S \rightleftarrows P + A$, die Konzentration von S, P und A durch das Licht konstant gehalten wird. Um nun nach Herbeiführung des stationären Zustandes eine Reizung zu erzeugen, muß eine neue Menge von S zersetzt werden, was nur durch einen Zusatz von Licht zum System möglich ist. Messungen der für eine Reaktion notwendigen Intensität bei verschiedenen Adaptationszuständen und daran anschließende Berechnung ergaben, daß zu einer Reizung eine ganz bestimmte Menge von S zersetzt werden muß, welches immer auch die ursprüngliche Adaptationsintensität gewesen sein mag. Bei Dunkeladaptation (große Mengen von S) brauchen nur geringe Energiemengen zum System zugefügt zu werden, bei Helladaptation (geringen Mengen von S) dagegen größere.

Für die Vorgänge der Lichtadaptation sind nun zwei Erscheinungen charakteristisch: erstens, daß das Tier mittels einer Lichtintensität in

1) Temperaturversuche ergaben, daß der Temperaturkoeffizient 2,85 für 10° beträgt, wodurch wahrscheinlich gemacht wird, daß die Rückbildung der lichtempfindlichen Substanzen durch Dunkeladaptation ein einfacher chemischer Prozeß ist.

Sinnesgleichgewicht kommt und zweitens, daß mit dieser Adaptation ein entsprechender Wechsel in der „Empfindlichkeit" des Tieres eintritt. Da nun nach der eben entwickelten Annahme im dunkeladaptierten Tier viel S und wenig P und A, im helladaptierten umgekehrt wenig S und viel P und A vorhanden ist, und da weiterhin die Zersetzung einer bestimmten Menge von S mehr Energiezufuhr erfordert, wenn wenig S vorhanden ist und umgekehrt, so erklärt dies die geringe Lichtempfindlichkeit des helladaptierten Tieres und die starke der dunkeladaptierten ohne weiteres. Es besteht für jede Intensität ein stationärer Zustand der umkehrbaren Reaktionen $S \rightleftarrows P + A$, folglich auch eine Lichtadaption im Lichtorgan, und die Empfindlichkeit steht im geraden Verhältnis zur Konzentration der empfindlichen Substanz S. Mithin ist die „Empfindlichkeit" automatisch bestimmbar, sobald die Intensität I gegeben ist. „Lichtadaptationen und ihre verwandten Eigenschaften sind also Erscheinungen, welche nicht von dem empfindlichen Organ, sondern von dem von außen wirkenden Licht abhängig sind. Bisher hat man immer gesagt, daß das Tier sich dem Licht adaptiert, wogegen es heißen soll, daß bei gegebenem Sinnesorgan das Tier durch das Licht adaptiert wird" (Hecht).

Die hier gewonnenen Auffassungen lassen sich nun auch auf die Adaptationsvorgänge im menschlichen Auge und somit wahrscheinlich im Prinzip auf alle Photorezeptoren übertragen. Hier liegen allerdings die Verhältnisse insofern komplizierter, als sich die Stäbchen und Zapfen bei diesen Vorgängen verschieden verhalten. In der Peripherie des Auges finden sich fast nur Stäbchen, während die Fovea centralis, wie bekannt, nur Zapfen enthält. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, das physiologische Verhalten der beiden Rezeptorelemente getrennt zu analysieren. Messungen von Piper bei der Dunkeladaptation der aus Stäbchen gebildeten Peripherie haben ergeben, daß die Reizschwelle sich während des Aufenthaltes im Dunkeln beträchtlich verkleinert, bis die Adaptation nach mehr als einer Stunde den Höhepunkt erreicht hat. Die Lichtempfindlichkeit ist dann 1400—8000mal größer als im Hellen. Entsprechende Versuche von Hecht über die (viel geringere) Dunkeladaptation der Zapfen ergaben, daß dieselbe sehr rasch vor sich geht, ohne aber eine so große Stufenleiter von Intensitäten zu umfassen wie bei den Stäbchen. Diese beiden Reihen von Messungen erlauben, die oben auseinandergesetzte Auffassung über das Zustandekommen der Adaptation auch auf das menschliche Auge anzuwenden. Dunkeladaptation bedeutet ziemlich wahrscheinlich die Anhäufung einer lichtempfindlichen Substanz in den Stäbchen resp. Zapfen. Da Hell- und Dunkeladaptation für Stäbchen und Zapfen vollständig umkehrbar sind, so kann also auch hier für den Anfangsmechanismus des Sehens die Umkehrbarkeit der Reaktion

$$S \underset{\text{Dunkel}}{\overset{\text{Licht}}{\rightleftarrows}} P - A$$

angenommen werden.

Im menschlichen resp. Wirbeltierauge ist nun in der Tat ein lichtempfindlicher Stoff nachgewiesen, der diesen Forderungen entspricht. Es ist der sogenannte Sehpurpur, ein lichtzersetzliches Pigment von rosenroter Farbe, das den Außengliedern der Stäbchen eingelagert ist, wahrscheinlich aber auch den Zapfen zukommt und nur hier infolge

starker Verdünnung nicht sichtbar ist. Dieser Stoff kann, wie Versuche von Kühne gezeigt haben, vom überlebenden Pigmentepithel der toten, durch Extraktion vom Farbstoff befreiten Retina wieder zugeführt werden. Der Sehpurpur wird im Licht in einen farblosen Körper umgewandelt, im Dunkeln dagegen wieder zurückverwandelt. Exponiert man also das Auge eines im Dunkeln gehaltenen Kaninchens 1 bis 1,5 Minuten dem Licht, so kommt auf der Netzhaut, ähnlich wie auf der photographischen Platte, ein Bild zustande, das sich mit 4%iger Alaunlösung fixieren läßt (Kühnes sogenannte Optogramme).

Die Ausbleichung des Sehpurpurs geht bei Licht von verschiedener Wellenlänge mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich (in gelbgrün von 530 μ am raschesten, langsamer in grün und blau, noch langsamer in rot). Seine Bleichung entspricht ungefähr seinem Absorptionsspektrum. Die Kurve der Absorptionsfähigkeit für verschiedene Wellenlängen entspricht der Empfindlichkeitskurve des dunkel adaptierten

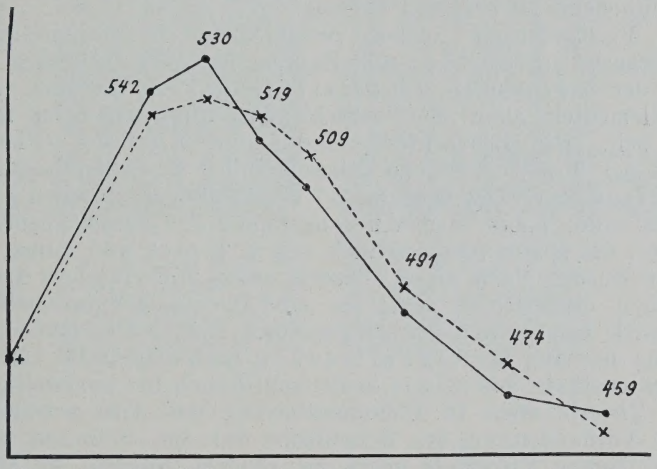


Abb. 542. Physiologische Wirkung des Sehpurpurs. Gestrichelte Linie: Bleichwert verschiedener Lichtsorten für den Sehpurpur des Frosches. Ausgezogene Linie: Helligkeitswert verschiedener Lichtsorten beim Dämmerungssehen des Menschen. Nach Trendelenburg aus Buddenbrock.

Auges (Abb. 542) (Trendelenburg). Da weiterhin nach Hecht die Geschwindigkeit der Bleichung des Sehpurpurs von der Konzentration abhängt, von der Temperatur aber so gut wie unabhängig ist und ferner die Geschwindigkeitskonstante der Bleichungsreaktion eine lineare Funktion der Lichtintensität ist (Hecht), so stimmen alle diese Erfahrungen aufs beste überein mit den von Hecht entwickelten Vorstellungen über das Zustandekommen der Adaptation infolge der umkehrbaren Reaktion von:

$$S \underset{\text{Dunkel}}{\overset{\text{Licht}}{\rightleftharpoons}} P + A.$$

Die hier etwas ausführlicher wiedergegebenen Untersuchungen und Anschauungen über die photochemische Reaktion und die Adaptation scheinen mir die bisher tiefstschürfende Analyse darzustellen, die über haupt von tierischen Rezeptionsmechanismen vorliegt. Dieser Erfolg ist,

wie mir scheint, in erster Linie dem Umstand zu verdanken, daß bei der Analyse soweit wie möglich die subjektiven Empfindungen ausgeschaltet werden konnten und ausgeschaltet wurden. Bei anderen Erscheinungen der Photorezeption, wie z. B. dem Farbensehen, ist die Kluft zwischen den Empfindungen und dem Rezeptorenmechanismus noch so groß, daß alle die vorliegenden Theorien sie nicht zu überbrücken vermögen, und eine annähernde Lösung dieser Frage erscheint um so schwieriger, als bisher noch kein Weg gezeigt ist, wie die Empfindungen wenigstens teilweise durch objektiv meßbare Verfahren ersetzt werden können. Wir gehen daher auf diese Theorien, wie z. B. die Dreikomponentenlehre des Farbensehens von Young und Helmholtz oder die Heringsche Lehre von den Gegenfarben, hier auch nicht weiter ein und beschließen unsere Darstellung der Photorezeptoren und der Rezeptoren überhaupt mit einer kurzen Darstellung der Duplizitätstheorie, die den Übergang von Helligkeitssehen zum Farbensehen weitgehend zu erklären vermag.

Das Vorhandensein zweier verschiedener Rezeptionselemente im Wirbeltierauge, der Stäbchen und Zapfen, hat sehr frühzeitig zur Aufstellung der sogenannten Duplizitätstheorie geführt, nach der diesen Elementen auch eine verschiedene Funktion beim Sehen zukommen soll. Die Beobachtung, daß Dämmerungstiere (Fledermäuse, Gecko u. a.) überwiegend oder ausschließlich Stäbchen besitzen, während bei Tagtieren (Tagvögeln u. a.) die Zapfen überwiegen oder allein vorhanden sind, gaben den Ausgangspunkt für diese Theorie (Max Schulze), die später hauptsächlich von v. Kries und seinen Schülern ausgebaut wurde. Nach dieser Theorie sollen die Zapfen speziell für Farbensehen eingerichtet sein; sie sind wenig adaptationsfähig und relativ stark empfindlich für langwelliges Licht. Die Stäbchen dagegen sind nur für Helligkeitssehen bestimmt (total farbenblind), sehr adaptionsfähig und relativ mehr empfindlich für kurzwelliges Licht. Mit der Theorie steht in Übereinstimmung das oben erwähnte überwiegende Vorhandensein des Sehpurpurs bei den Stäbchen. Doch ist auch eine Menge Einwände gegen sie erhoben worden. So sind z. B. die Schildkröten trotz des Mangels von Stäbchen Nachttiere und die Hühner, deren Netzhaut nur Zapfen enthält, zeigen Dunkeladaptation, desgleichen die stäbchenlose Fovea centralis des Menschen. Wenn somit auch der Gegensatz in der Funktion der beiden Rezeptorelemente kein absoluter ist, so scheint doch die Theorie in weitem Maße ihre Gültigkeit zu besitzen, wie vor allen Dingen die Veränderungen in der Lage der Stäbchen und Zapfen beim Hell- und Dunkelsehen bei manchen Tieren, speziell bei den Fischen, zu erweisen scheinen (Garten, Exner und Januschke). Beim Hellsehen kontrahieren sich nämlich bei den Fischen die sogenannten Zapfeninnenglieder, während die Stäbchen sich verlängern und gegen die Pigment-Epithelschicht rücken. Da gleichzeitig das Pigment zwischen den Stäbchen nach dem Augeninnern sich vorschiebt, so werden die Stäbchen dadurch so gut wie funktionslos und die Rezeption vollzieht sich beim Tageslicht ausschließlich durch die Zapfen (Abb. 543). Bei der Dunkelheit vollzieht sich der umgekehrte Vorgang, die Zapfeninnenglieder strecken sich und kommen nach rückwärts zu liegen, während die Stäbchen sich kontrahieren und der Limitans externa sich nähern, so daß jetzt die Lichtrezeption in der Hauptsache nur durch die Stäbchen erfolgt (Abb. 543). Damit stehen in Übereinstimmung die Ergebnisse von Dressurversuchen an Fischen

bei Fütterung mit Näpfchen von verschiedener Helligkeit und verschiedener Farbe (v. Frisch). Es zeigte sich, daß auf „Rot" dressierte Gründlinge von einer gewissen Helligkeit an das Rotnäpfchen nicht mehr erkennen, sondern dann wahllos nach diesem und jenem (auch Grau-)Näpfchen schnappen. Die gleichzeitige mikroskopische Untersuchung zeigte, daß die Grenze der Unterscheidungsmöglichkeit von

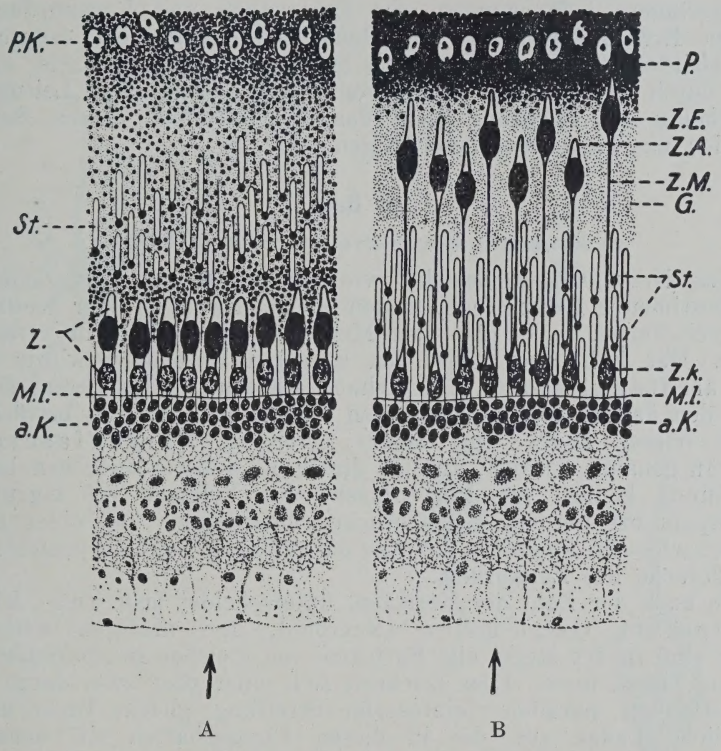


Abb. 543. Netzhaut von *Abramis brama*. A Hellauge, B Dunkelauge. *Z* Zapfen, *ZE* Zapfenellipsoid, *ZM* Zapfenmyoid, *ZK* Zapfenkern, *aK* äußere Körnerschicht (Stäbchenkerne), *St* Stäbchen, *Ml* Membrana limitans externa. *PK* Kerne des Pigmentepithels, *P* schwarzes Pigment. *G* Guanin (Tapetum); im Hellauge ist Pigment (grobkörnig gezeichnet) und Guanin (feinkörnig) innig gemischt. Die Pfeile geben die Richtung des einfallenden Lichtes an. (Nach den Darstellungen von Exner und Januschke und Garten.) Aus v. Frisch.

Licht verschiedener Wellenlänge mit der Wanderung der Zapfen nach dem Augenhintergrund annähernd Hand in Hand geht. Bei einer bestimmten geringen Helligkeit (nicht erst bei absoluter Dunkelheit) wird die Bildebene des Auges von den Zapfen geräumt, die Stäbchen treten an ihre Stelle, und zugleich wird das bis dahin „farbentüchtige" Auge eben bei dieser Helligkeit „farbenblind".

2. Nervensystem.

Die von den Rezeptoren aufgenommenen Reize werden durch Erregungsleitung in Nervenzellen (Nervenfasern) zu den Erfolgsorganen,

in der Regel Muskeln oder Drüsen, weitergeleitet. Die Reizbeantwortung kann oft weit entfernt vom Erregungsort erfolgen. Diese Übertragung geschieht entweder direkt durch Erregung einer Nervenfaser oder aber durch Zwischenschaltung weiterer Nervenzellen (Neurone), die meist zu besonderen Zentralorganen (± weit entfernt von Rezeptor wie Effektor) angeordnet sind. Je nach dem Grade der Komplikation im Aufbau der Zentralorgane finden dann größere oder geringere Umformungen der Erregungen und Verknüpfung mit anderen Erregungen statt. Die Reizbeantwortung wird dadurch von der Reizintensität in noch höherem Maße unabhängig gemacht, als dies schon durch die Tätigkeit der Rezeptoren geschieht. Der Leitung und Umformung der Erregung dient das Nervensystem, dessen Bau und Funktion uns hier näher beschäftigen wird.

a) Bau.

α) Elemente des Nervensystems (Neurone).

Das Nervensystem besteht, wie andere Organe, aus Zellen von ganz bestimmter Beschaffenheit, den Nervenzellen oder **Neuronen,** die durch Fortsätze (in Ein- oder Mehrzahl) miteinander in Verbindung stehen. Der Zellkörper nebst den kürzeren Fortsätzen wurde früher meist als Ganglienzelle bezeichnet, während die längeren, die sich durch den ganzen Körper erstrecken können und oft eine beträchtliche Länge (einen Meter und mehr) erreichen, Nervenfasern oder Nerven genannt wurden. Infolge dieser oft außerordentlichen Längenausdehnung können die Nervenfasern das Volumen des eigentlichen Zellkörpers oft um ein Beträchtliches übersteigen. Bei einer Spinalganglienzelle des Menschen beträgt das Volumen der Nervenfaser etwa das 125fache des Zellkörpers.

Je nach der Zahl der Fortsätze unterscheidet man uni-, bi- und multipolare Ganglienzellen (Neurone). Bei niederen wirbellosen Tieren sind in der Regel alle Fortsätze von gleicher Beschaffenheit, bei höheren Tieren nicht. Hier zeichnen sich einer oder zwei durch glatte Beschaffenheit, parallele, feinfaserige Streifung, gleiche Dicke und beträchtliche Länge aus, die in diesen Eigenschaften mit denen der niederen wirbellosen Tiere übereinstimmen; man bezeichnet sie als Achsenfortsätze oder Axone (auch Neurite). Die anderen Fortsätze multipolarer Neurone sind dagegen meist stark verästelt, sie heißen Dendrite (Abb. 544).

Sowohl die ontogenetische Entwicklung wie das Verhalten bei der Regeneration zeigen übereinstimmend, daß die Nervenfasern nur durch Auswachsen von Ganglienzellen (resp. des Nervenstumpfes) gebildet werden.

Sowohl in Nervenfasern wie in den eigentlichen Zellkörpern (Neuronen) finden sich ganz allgemein feine **Neurofibrillen** in bestimmter Anordnung. Sie werden als die charakteristischen und funktionell wichtigsten Elemente der Nervenzellen betrachtet. In den jungen embryonalen Neuroblasten findet sich ein Gitterwerk von Fibrillen, die dann direkt zu den uni- oder bipolaren Nervenfasern auswachsen (Abb. 545). In den Axonen verläuft eine einzige oder eine Anzahl parellel verlaufender Neurofibrillen, die am Ende sowohl im Rezeptor wie im Effektor vielfach in ein feines Netz aufsplittern (Abb. 546, 547). Innerhalb der Ganglienzelle oder des Zellkörpers ist

die Anordnung der Fibrillen eine verschiedene; besonders häufig bietet sich das Bild eines gitterartigen Netzwerkes um den Kern, vielfach sind zwei Gitter, die miteinander durch radiäre Fibrillen verbunden sind, ineinander geschachtelt. In anderen Fällen verlaufen sie innerhalb des Zellkörpers in einfacheren gewundenen Bahnen (Abb. 548).

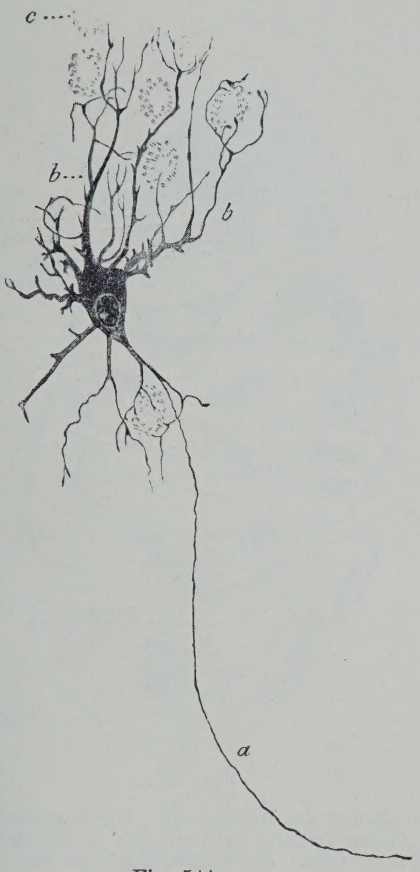


Fig. 544.

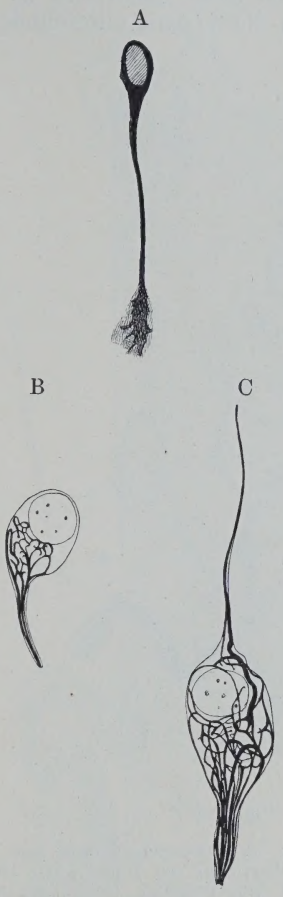


Fig. 545.

Abb. 544. Meerschweinchen. Sympathische Zellen aus dem Auerbachschen Geflecht. Methylenblaufärbung. a Langer Zellfortsatz (Neurit), b kurze Zellfortsätze (Dendrite). Nach Dogiel aus Heidenhain.

Abb. 545. A Auswachsender Neuroblast mit Wachstumskeule, aus dem Rückenmark vom Hühnchen. B Unipolarer und C Bipolarer Neuroblast mit Neurofibrillengitter, vom dreitägigen Entenembryo. A nach R. y Cajal, B und C nach H. Held aus Hesse.

Diese verschiedenartigen Bilder haben Veranlassung zu verschiedenen Auffassungen über den Verlauf der Fibrillen im Zellkörper gegeben. Nach der einen Ansicht (Bethe) sollen die Fibrillen den Zellkörper glatt und direkt durchziehen, nach der anderen stets im Zellkörper in ein Gitter oder Netzwerk aufspalten. Bei der Launenhaftigkeit und der Schwierigkeit der Färbungen und bei der Deutungsschwierigkeit der

mikroskopischen Bilder, die doch alle nur an fixierten und gefärbten Präparaten gewonnen werden können, ist eine sichere Entscheidung in diesen Fragen bis heute nicht möglich. Andererseits wäre es auch möglich, daß der Verlauf der Fibrillen innerhalb des Zellkörpers bei verschiedenen Formen verschieden ist.

Noch mehr umstritten ist die Frage nach der Art, wie die einzelnen Neurone miteinander verbunden sind. Nach der Auffassung

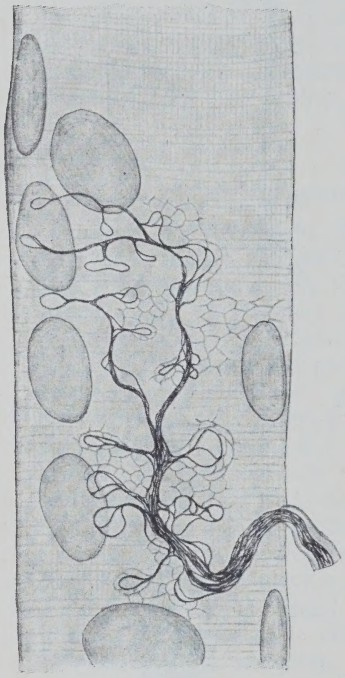


Fig. 546.

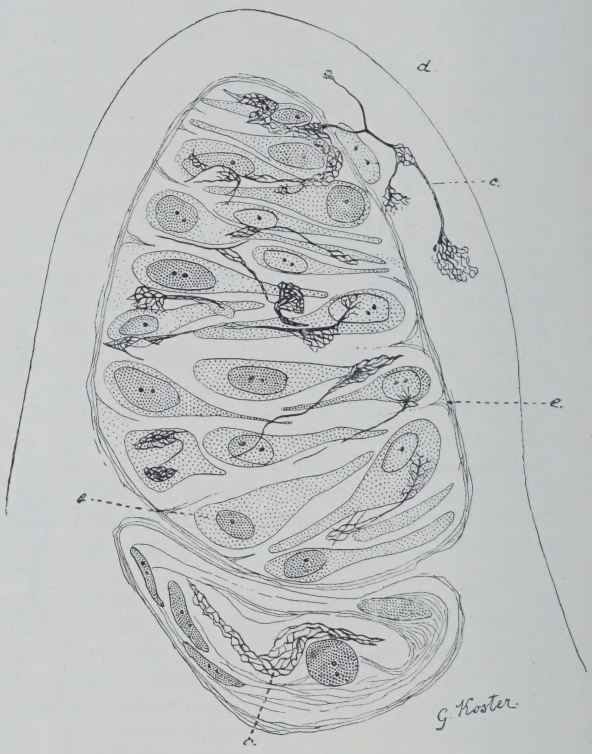


Fig. 547.

Abb. 546. A Motorische Platte aus der Zunge der Fledermaus. Die Scheiden hören an der Oberfläche der Faser auf. Der Achsenzylinder splittert sich in ein terminales Netz auf, die Fibrillen bilden geschlossene Ösen: die ovalen Konturen sind Kerne. Nach Boecke aus Gurwitsch.

Abb. 547. Meißnersches Körperchen aus der Fingerhaut des Menschen. Silberpräparat. *a* eintretende Achsenfaser, bandartig verbreitert, *b* Tastzellen, *c* extrakorpuskulärer Ausläufer, *d* Epidermis, *e* Kapsel. Nach van de Velde aus Gurwitsch.

einer Reihe von Forschern (Apathy, Bethe, Golgi) gehen die Fortsätze der Neurone kontinuierlich ineinander über, wobei vor allem auch die Fibrillen übertreten sollen (Abb. 549). Zwischen dem Endbäumchen verschiedener Neurone soll ein zusammenhängendes extrazelluläres Neurofibrillennetz die kontinuierliche Verbindung herstellen (Kontinuitätstheorie). Andere Forscher dagegen (Ramon y Cajal und Retzius) halten an der Selbständigkeit der einzelnen Neurone fest. Nach ihnen geschieht die Verbindung in der Weise, daß die Axone sich in Endbäumchen aufspalten, die das Endbäumchen

anderer Axone oder direkt andere Nervenfasern resp. den Zellkörper umspinnen (Kontakttheorie).

Auch hier ist bis heute ein Entscheid zugunsten der einen oder anderen Theorie nicht möglich. Die Bilder der Fibrillenverflechtung bei Wirbeltieren sind meist derartig kompliziert, daß man sie anscheinend

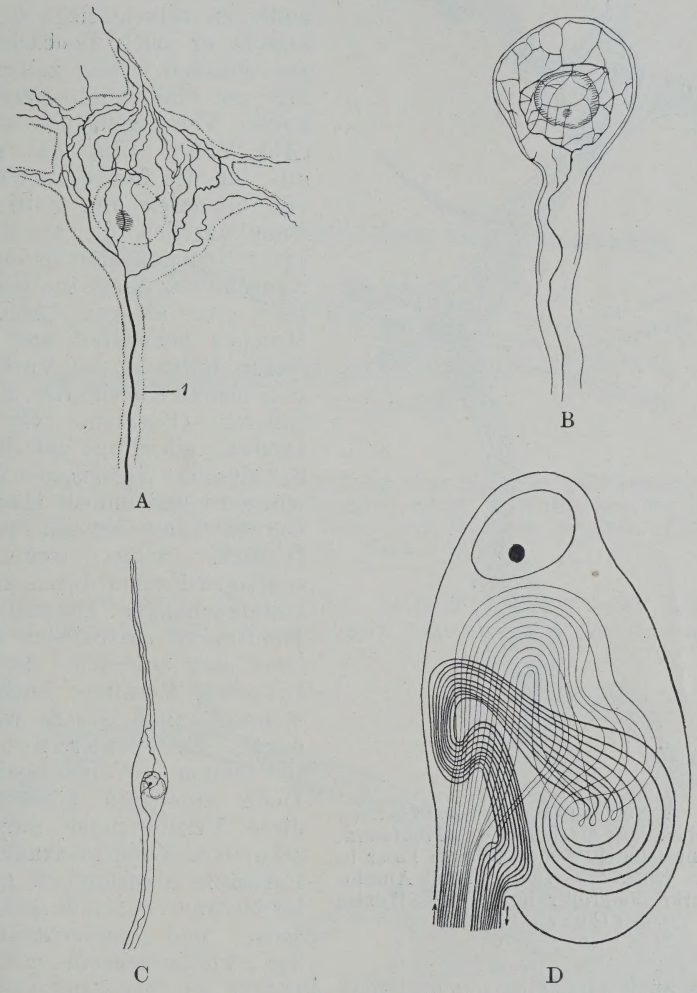


Abb. 548. Zellkörper von Neuronen mit Neurofibrillenverlauf. A B und D vom Blutegel. Nach Apáthy, C Spinalganglienzelle vom Frosch. Schema nach M. Heidenhain. Aus Hesse.

mit gleichem Recht in der einen oder anderen Weise deuten kann. Für wirbellose Tiere, speziell Blutegel, *Ascaris*, Regenwurm u. a., sind allerdings von Apáthy, Bethe u. a. Befunde mitgeteilt, nach denen ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen verschiedenen Neuronen und ein kontinuierlicher Verlauf der Neurofibrillen verschiedener Neurone ineinander kaum bezweifelt werden kann (Abb. 549). Dem-

gegenüber hat jedoch neuerdings Bozler für das Nervennetz der Cölenteraten (Medusen), für das gleichfalls eine solche Verbindung angegeben war, gezeigt, daß dem nicht so ist, sondern daß hier die Kontakttheorie zutrifft. Dort, wo die stärkeren Nervenfasern von bipolaren Neuronen miteinander zu verschmelzen scheinen, konnte er nach Beobachtungen am lebenden Objekt zeigen, daß hier nur eine innige Berührung, keine Verschmelzung vorliegt (Abb. 550). Und das gleiche gilt für die feinen Endfibrillen von bipolaren und multipolaren Ganglienzellen, die an die stärkeren Neuriten anderer bipolarer Neurone nur durch innigen Kontakt sich anlegen (Abb. 551). Bozler bezweifelt auf Grund dieser Befunde das Vorhandensein echter Kontinuität auch bei anderen Objekten. Ob diese Deutung allerdings auf die Verhältnisse bei *Ascaris*, den Regenwürmern und andere übertragen werden kann, scheint zunächst fraglich. Selbst wenn diese strittigen Fragen durch künftige Untersuchungen zugunsten der Kontinuität entschieden würden (was aber angesichts der Bozlerschen Resultate höchst unwahrscheinlich ist), so wäre dadurch die Neuronenlehre in keiner Weise gefährdet. Denn einerseits können auch diese Verbindungen nur durch sekundäre Verschmelzungen der Fortsätze ursprünglich getrennter Neurone zustande gekommen sein, und andererseits ist das Vorhandensein getrennter Neurone auch physiologisch gesichert, insofern ein Übergang von einem Neuron zum anderen mit einer Änderung der Erregungsleitung verbunden ist, während innerhalb eines Neurons die Erregung gleichbleibt.

Abb. 549. A Nervenplexus aus dem Gaumen des Frosches. *Mn* Markhaltige Nervenfasern, × Übergangstelle einer markhaltigen Faser in das Netz. B Zwei Nervenzellen mit Anastomose (starke Vergrößerung). Nach Bethe aus Gurwitsch.

Außer den Neurofibrillen findet sich in den eigentlichen Ganglienzellen, teilweise auch in den Dendriten eine meist in Form von Schollen

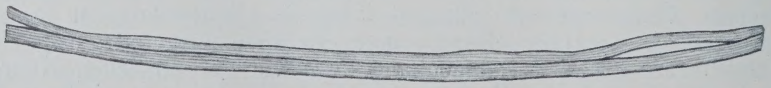


Abb. 550. *Rhizostoma.* Zwei Ausläufer von Bipolaren einander berührend, ohne jedoch zu verschmelzen, nach dem lebenden Objekt. Nach Bozler.

oder kleinen Brocken auftretende Substanz, welche sich stark mit chromatischen Farbstoffen färbt und als **Tigroid** oder Nisslsche Schollen

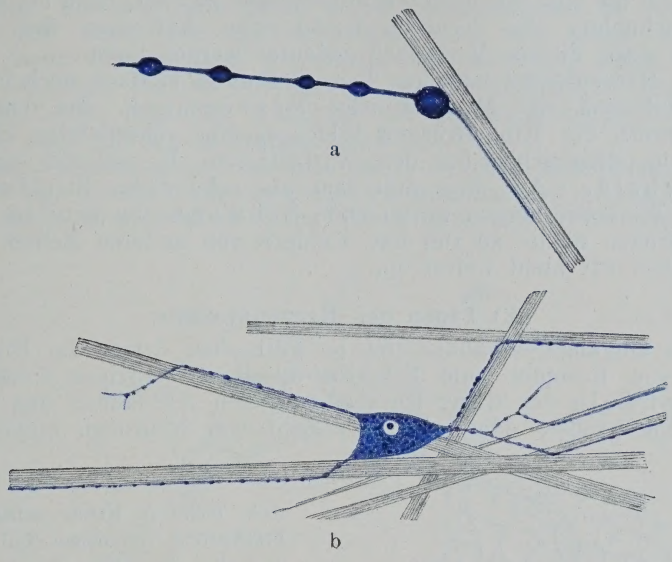


Abb. 551. *Rhizostoma.* a Endteil einer Faser einer Bipolaren mit Endfaser (blau), die sich an den Neuriten einer anderen Bipolaren anlegt. b Multipolare mit ihren Fortsätzen, die in innigen Kontakt mit Fasern von Bipolaren eingehen. Färbung mit Rongalitweiß. Nach Bozler.

bezeichnet wird (Abb. 552). Der vielfach angenommene Zusammenhang des Tigroids mit Kernchromatin scheint nicht sichergestellt; für

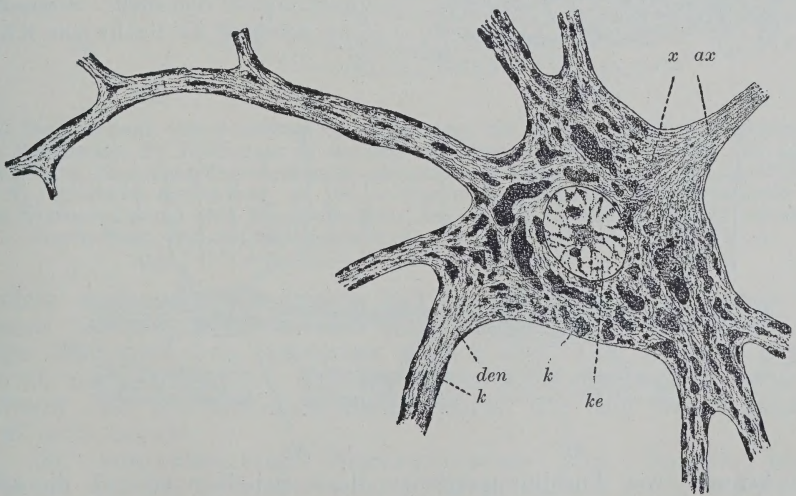


Abb. 552. *Lepus cuniculus*, motorische Nervenzelle des Rückenmarks. *ke* Kern, *den* Dendrit, *ax* Axon, *x* Ursprungsstelle desselben, *k* Nisslsche Körner, *kl* desgl., spindelförmig. Nach K. C. Schneider aus Gurwitsch.

ihn gilt das gleiche, was früher schon für die sogenannten Chromidien ausgeführt wurde (s. S. 79). Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß es sich um eine Art Reservestoffsubstanz handelt, denn bei stärkerer Inanspruchnahme des Neurons findet eine Auflösung der Tigroidsubstanz statt, die als Verbrauch gedeutet werden kann.

Die Nervenfasern mancher Tiere enthalten vielfach noch eine fettartige Substanz, das Myelin oder Nervenmark. Bei den großen Nervenfasern der Ringelwürmer bildet es eine röhrenartige Hülle um den Axon, desgleichen bei den Wirbeltieren. Es ist die sogenannte Markscheide. Auf die außerdem als sekundäres Strukturelement bei den Wirbeltiernerven auftretende Schwannsche Scheide, die mit den Neuronen nichts zu tun hat, sondern von anderen Zellen gebildet wird, gehen wir nicht weiter ein.

β) Typen der Nervensysteme.

Wie eingangs erwähnt, gibt es Fälle, bei denen die Erregungsleitung von Rezeptor zum Effektor durch ein einziges Neuron vermittelt wird. In der Regel ist aber zwischen Aufnahme- und Erfolgsorgan eine größere oder geringere Zahl von Neuronen eingeschaltet.

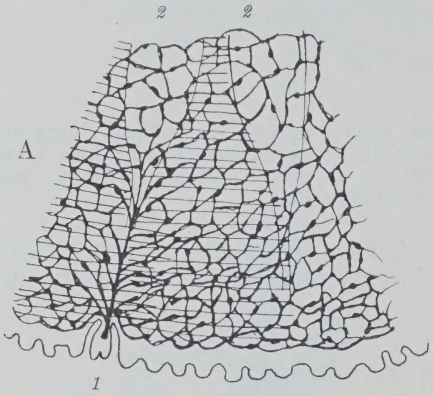


Abb. 553. A Etwas schematisiertes Flächenbild von einem Teil der Subumbrella von *Rhizostoma*. 1 Randkörper, 2 Muskelfelder. Dichter Nervenplexus. Nach Bethe aus Gurwitsch. B Schema eines Nervennetzes eines Cnidariers (Meduse). *Ep* Epithel, *Mf* Muskelfaser, *Ne* freie Nervenendigung, *Nfi* Neurofibrillen, *Nz* Nervenzelle, *p.Sz* primäre Sinneszelle. Schematisch im Anschluß an Bethe aus Kühn.

Wir kennen zwei Ausbildungsformen dieser Schaltsysteme: 1. die sogenannten diffusen Nervensysteme oder Nervennetze und 2. die Zentralnervensysteme.

Bei dem **diffusen Nervensystem** sind die Neurone mehr oder minder gleichmäßig über die ganze Fläche resp. das ganze Tier in

Form eines Netzes verteilt. Es finden sich in ungefähr gleichen Abständen wenige oder mehrere Ganglienzellen, deren multi- oder bipolare, gleichartige Fortsätze mit denen der Nachbarneuronen in Verbindung stehen (Abb. 553). Die Nervenfortsätze sind, wie gesagt, bei allen Formen mehr oder weniger gleichartig und es fehlen lange Nervenfasern. Innerhalb solcher Nervennetze ist die Erregungsleitung in der Regel mit einer schnellen Abnahme der Erregungsstärke verbunden, wie man sagt, mit einem starken Dekrement.

Diese Auffassung ist allerdings durch die oben berichteten neuesten Angaben von Bozler sehr in Frage gestellt, da nach seinen Beobachtungen die Nervenfortsätze nicht direkt miteinander verbunden sind,

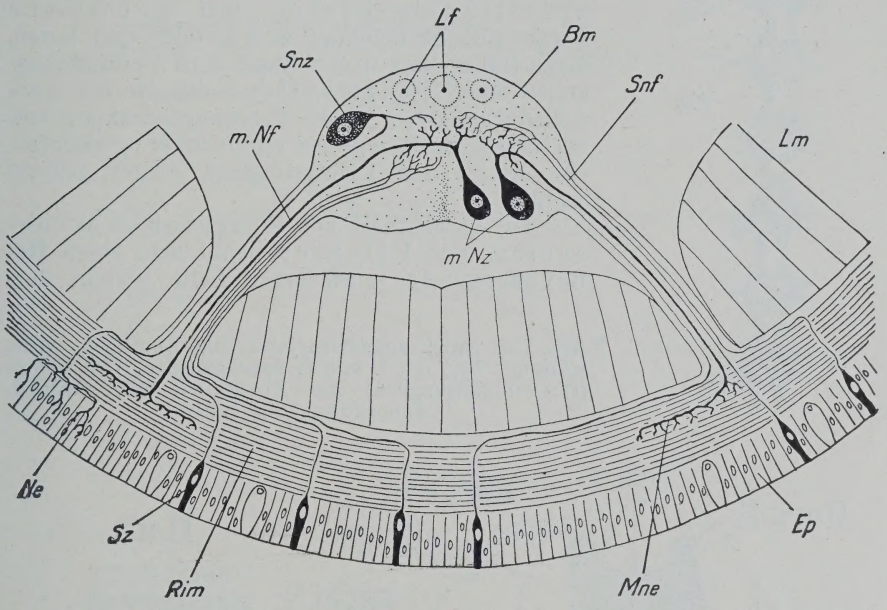


Abb. 554. Schema des kürzesten Reflexapparates bei einem Anneliden (Regenwurm). *Bm* Bauchmark, *Ep* Epidermis, *Lf* fernleitende Längsfaser im Bauchmark, *Lm* Längsmuskulatur, *Mne* Erregung abgebende, motorische Nervenendigung in der Muskulatur, *m. Nf* motorische Nervenfaser, *m. Nz* motorische Nervenzellen, *Ne* aufnehmende sensible Nervenendigung, *Rim* Ringmuskulatur, *Snf* sensible, in das Bauchmark eintretende Nervenfaser, *Snz* Sinnesnervenzelle, *Sz* primäre Sinneszelle. Aus Kühn.

sondern aneinander vorbeiziehen und in innigem Kontakt stehen. Es können demnach trotzdem auch lange Bahnen (Nervenfortsätze) und lange Leitungen ohne Dekrement möglich sein. Dies ist auch physiologisch nachgewiesen, so daß ein wesentlicher Unterschied zwischen diffusem und zentralisiertem Nervensystem, wie man früher annahm, wohl nicht besteht.

Die **zentralisierten Nervensysteme** sind dadurch ausgezeichnet, daß die Zellkörper einer größeren Anzahl von Neuronen auf einen engen Raum zusammengedrängt sind, sogenannte Ganglienknoten oder Ganglien bilden. Dieselben sind in der Regel weit entfernt vom Aufnahme- und vom Erfolgsorgan, so daß lange Nervenfortsätze notwendig sind. Die Verbindung zwischen den verschiedenen

Neuronen wird dann nur innerhalb dieser Zentralorgane, der Ganglien, vermittelt. Die Dendriten, Endbäumchen usw., die diese Verbindungen herstellen, sind vielfach zu einem dichten, kaum zu entwirrenden Filz verflochten, der als graue Substanz oder Neuropil bezeichnet wird.

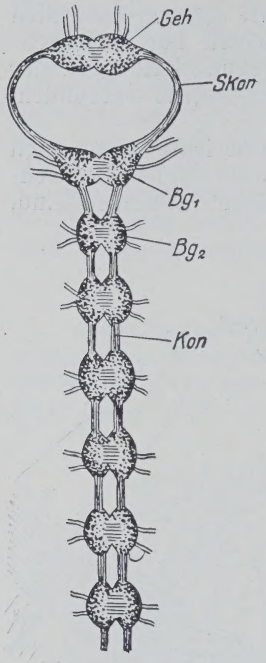


Abb. 555. Strickleiternervensystem eines Anneliden. Schematisch. Bg_1, Bg_2 1. und 2. Bauchganglion, *Geh* Gehirn (Oberschlundganglion), *Kon* Konnektive, *Skon* Schlundkonnektive. Aus Kühn.

Innerhalb der Zentralnervensysteme kann man zweierlei Nervenfasern und Ganglienzellen unterscheiden, zentripetale oder sensible Fasern, die von dem Aufnahmeorgan zu den sensiblen Ganglienzellen führen, und motorische Ganglienzellen, welche durch zentrifugale Fasern oder motorische Fasern[1]) die Erregung zum Erfolgsorgan leiten. Dazu treten dann in der Regel noch Verbindungszellen oder Schaltzellen, die in der verschiedenartigsten Weise Erregungsleitungen von verschiedenen Rezeptoren miteinander verknüpfen, ehe sie zu den Erfolgsorganen weiter geleitet werden.

Die Gesamtheit von Rezeptor, Nervensystem und Effektor nennt man einen **Reflexbogen.** Im einfachsten Falle besteht der-

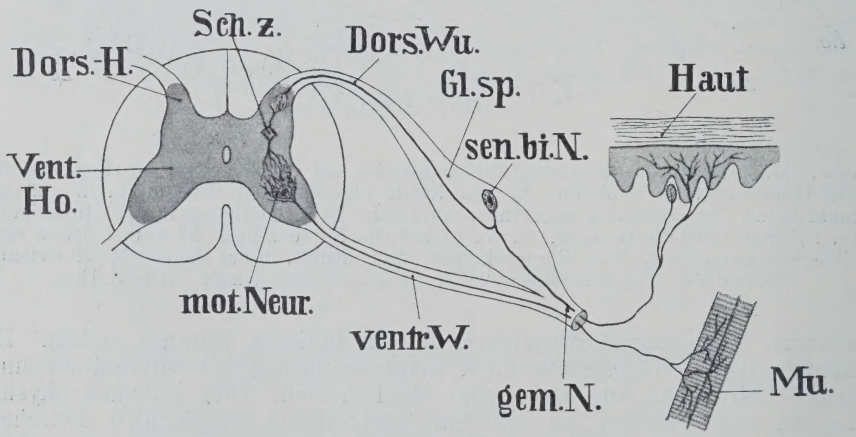


Abb. 556. Schema eines einfachen Reflexbogens im Rückenmark eines Säugers. *Dors.H.* dorsales Hinterhorn, *Dors.W.* dorsale Wurzel, *gem.N.* gemischter Nerv, *Gl.sp.* Ganglion spinale, *Mu.* Muskel, *Schz.* Schaltzelle, *Ventr.Ho.* ventrales Vorderhorn, *Ventr.W.* ventrale Wurzel, *sen.bi.N.* sensible bipolare oder unipolare Nervenzelle. Aus Plate.

1) Richtiger sagt man effektorische, da nicht nur Muskeln, sondern auch Drüsen und andere Organe Erfolgsorgane sind, die durch zentrifugale Nerven erregt werden.

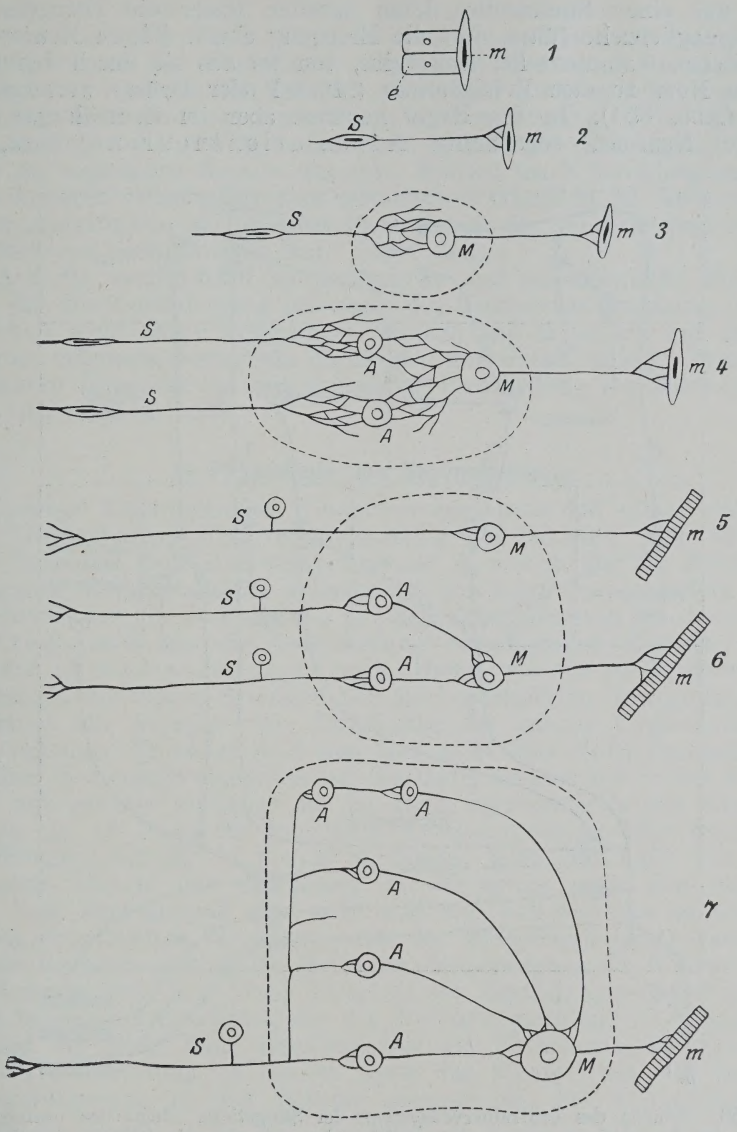


Abb. 557. Schema der Entwicklung des Zentralnervensystems. *S* sensibles Neuron. *A* Assoziationsneuron. *M* Motorisches Neuron. *e* Epithelzelle. *m* Muskelzelle. Die punktierten Linien zeigen die Grenzen der Nervenzentren an. 1. Schwamm. 2. Seeanemone. 3. Einfachste Form beim Regenwurm. 4. Einschaltung von Assoziationsneuronen beim Regenwurm. 5. Ganz vereinfachte Reflexbogen bei Wirbeltieren. Etwas derartiges kommt vielleicht bei Patellarreflex vor. 6. Der gewöhnliche Typus bei Wirbeltieren. Die Zellkörper der sensiblen Neurone liegen in Ganglien der dorsalen Wurzel, anstatt in den Rezeptororganen, außer bei dem Geruchsorgan. 7. Hinzukommen höherer Zentren, die nur aus Assoziationsneuronen bestehen, von denen einige hemmen. Sie bilden gleichsam immer längere parallele oder alternierende Bahnen zwischen Rezeptor und Effektororganen. Diese beachte man in Abb. 558. Aus W. M. Bayliss.

selbe aus einer Sinneszelle, deren sensible Faser die Erregung zur Sinnesganglienzelle führt, dort die Erregung einem dritten Neuron, der motorischen Ganglienzelle, weitergibt, von wo aus sie durch den motorischen Nerv zu dem Erfolgsorgan (Muskel oder Drüse) weitergeleitet wird (Abb. 554). In der Regel kommen aber im Zentralorgan noch weitere Neurone, sogenannte Assoziationsneurone dazu, die

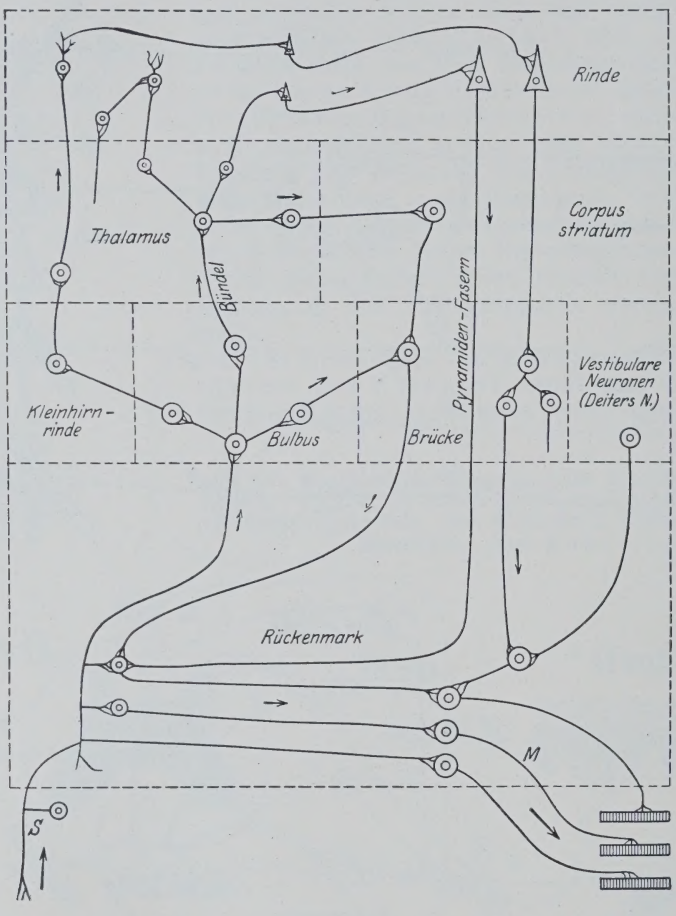


Abb. 558. Schema des Zentralnervensystems der Säugetiere. Zeigt das umfangreiche System der Assoziationsneurone als parallele oder alternierende Bahnen zwischen den ersten sensiblen Neuronen (*S*) und dem gemeinsamen Endweg (*M*). Nach Monakow und Mott aus W. M. Bayliss.

zwischen die sensiblen und motorischen Ganglienzellen eingeschaltet sind. Das kommt schon bei relativ einfachen Zentralorganen vor. So finden sich im Zentralorgan der Regenwürmer neben den einfachen Reflexbögen auch solche mit Assoziationsneuronen (Abb. 554). Die einzelnen hintereinander in der Längsachse der Tiere angeordneten Ganglien bilden so ein sogenanntes Strickleiternervensystem oder Bauchmark, dessen vorderster Teil, das Kopfganglion,

eine stärkere Ausbildung aufweist, also gewissermaßen eine Art Gehirn darstellt (Abb. 555). Einfache Reflexbögen finden sich auch noch im Rückenmark der Wirbeltiere, wenn auch hier durch die Anwesenheit weiterer Neurone die Möglichkeit weiterer Zwischenschaltungen gegeben ist. Hier geht von einer freien Nervenendigung in der Haut die Erregung über die (im Spinalganglion befindliche) Sinnesganglienzelle durch die sogenannte dorsale (sensible) Wurzel (nach Zwischenschaltung einer weiteren Schaltzelle) zum motorischen Ganglion im Rückenmark, dessen zentrifugale (motorische) Faser durch die ventrale (motorische) Nervenwurzel zum Muskel läuft (Abb. 556).

Auf die vergleichend morphologische und physiologische Entwicklung, die die Zentralorgane innerhalb des Tierreiches genommen haben, kann hier nicht näher eingegangen werden, und es sei nur auf die beigefügten Schemata verwiesen, die zeigen, auf Grund welcher Prinzipien die höhere Komplikation mit steigender Entwicklung der Tierreihe erfolgt (Abb. 557 u. 558).

b) Physiologie des Nervensystems.

Gewisse Leistungen des Gesamtnervensystems und seiner einzelnen Teile (Reflexbögen) sind verhältnismäßig gut bekannt. Man hat einzelne Teile des Zentralnervensystems als Zentren für die Perzeption bestimmter Reizmodalitäten erkannt (Sinneszentren), andere Teile als Zentren für die Verknüpfung mit den Erfolgsorganen (motorische Zentren) oder für die Verknüpfung verschiedener Zentren untereinander (Assoziationszentren). Damit war die große Bedeutung festgestellt, die diesen Systemen für die koordinierten Bewegungen und überhaupt alle koordinierten Tätigkeiten des ganzen Organismus der Tiere zukommt. Trotzdem weiß man noch nicht, was die Erregungsleitung und ihre Weitergabe eigentlich ist. Vorläufig kennen wir in der Hauptsache nur gewisse Vorgänge bei der Erregungsleitung in den einzelnen Nerven, die als Basis für fruchtbare Arbeitshypothesen über die Natur der Erregungsleitung zu dienen vermögen, wenn wir auch von einer haltbaren Theorie und Erklärung der Erregung noch weit entfernt sind. Vom Zentralorgan aber weiß man nur, daß hier die im erregten Nerven ablaufenden Vorgänge (eben die Erregungsleitung) verändert werden, wodurch sich ja die Rolle der Zentralorgane als Reflexzentren zu erkennen gibt. Von dieser Tätigkeit der Zentralorgane wird noch in einem besonderen Abschnitt, der den Reflexen gewidmet ist, zusammenhängend die Rede sein. Zunächst soll die Physiologie der Erregung und Erregungsleitung im Nerven sowie das Wenige, was von den Erregungsvorgängen in den Zentren bekannt ist, zur Darstellung gelangen.

α) Erregung und Erregungsleitung in der Nervenfaser.

Als die eigentlichen **Reizleitungselemente** innerhalb der Nervenfasern werden heute fast allgemein die Nervenfibrillen angesprochen, die in den Nervenfasern fast aller Tiere nachweisbar sind. Als morphologischer Beweis kann nach Bethe schon die Tatsache dienen, daß bei den markhaltigen Nerven der Wirbeltiere die Fibrillen die einzigen Elemente sind, welche kontinuierlich die ganze Faser durchziehen. Denn an den sogenannten Ranvierschen Schnürringen ist nicht nur die Markscheide unterbrochen, sondern auch der ganze Nerv

eingeschnürt und auch die Perifibrillärsubstanz, d. h. das undifferenzierte, leichtflüssige Cytoplasma durch eine siebartige Platte, welche allein von den Neurofibrillen durchbohrt wird, unterbrochen (Abb. 559).

Wichtiger sind aber noch die physiologischen Gründe, die für die Leitung an oder in den Fibrillen sprechen. Durch Schnürung eines Nerven mittels eines Fadens kann man die Erregungsleitung unterbrechen, doch wird sie wiederhergestellt, wenn man die Schnürung wieder löst. Nach Bethe kann dabei aus der komprimierten Stelle so viel Perifibrillärsubstanz ohne Einbuße des Leitungsvermögens weggepreßt werden, daß sich ihre Menge zur normalen Menge verhält wie

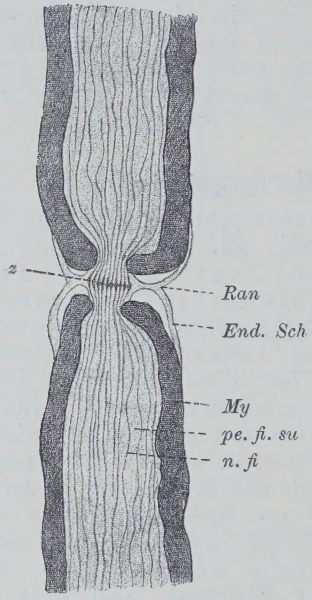


Fig. 559.

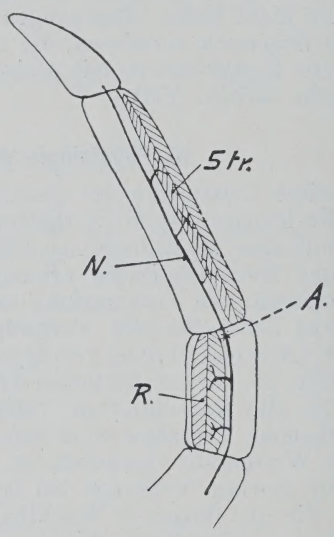


Fig. 560.

Abb. 559. *Rana esculenta,* Ranviersche Einschnürung einer myelinscheidigen Nervenfaser. *Ran* Ranviersche Einschnürung, *End. Sch* Schwannsche Scheide, *My* Myelinscheide, *n. fi* Neurofibrillen, *pe. fi. su* Perifibrillärsubstanz, *x* intersegmentale Platte. Nach Bethe und Mönkeberg aus Gurwitsch.

Abb. 560. Bein der Languste. Auf Reizung bei A erfolgt Kontraktion des Streckers (*Str.*) und des Rückers (*R.*), die in zwei verschiedenen Gliedern liegen. Kombiniert nach Uexküll und Tirala aus v. Buddenbrock.

1:654. Erst bei noch stärkerer Schnürung geht das Leitungsvermögen verloren, zugleich aber verändern sich dann die Neurofibrillen; sie verlieren ihre Färbbarkeit. Man kann daraus schließen, daß für die Erregungsleitung in erster Linie die Neurofibrillen in Frage kommen. Ob dagegen die Erregung innerhalb der Fibrillen geleitet wird oder an ihrer Oberfläche, darüber vermögen diese Versuche keine Auskunft zu geben. Manches scheint für die letzte Auffassung zu sprechen; doch ist Sicheres darüber nicht bekannt.

Charakteristisch für die Erregungsleitung in den Nervenfasern ist die Tatsache, daß dieselbe nach beiden Richtungen erfolgen kann, wenn sie auch normalerweise nur in einer stattfindet, die Fähigkeit

des **doppelsinnigen Leitungsvermögens.** Diese ist in verschiedener Weise bewiesen worden. Bei manchen Krebsen werden verschiedene, in einer Extremität gelegene Muskeln von einer einzigen Nervenfaser innerviert. Reizt man eine solche Faser an einer Stelle zwischen zwei Gliedern (bei A in Abb. 560), so erfolgt in den proximalen wie distalen eine Muskelkontraktion, die Erregung geht also nach beiden Richtungen. In anderen Fällen verzweigt sich eine Nervenfaser vor Eintritt in das Erfolgsorgan, so daß jeder Zweig nur einen bestimmten Teil desselben innerviert. Wenn man nun einen Zweig reizt, erfolgt trotzdem in allen Teilen des Organs eine Reaktion, die Erregung muß also auch teilweise in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Aus diesem letzten Resultat kann man ferner den Schluß ziehen, daß die Neurofibrillen einer Faser nicht gegeneinander isoliert sind resp. die Erregung von einer Fibrille (Faserzweig) auf eine andere übergeht.

Den verschiedenen Nerven kommt eine bestimmte **Fortpflanzungsgeschwindigkeit** der Erregung zu, die Helmholtz zuerst beim Nervenmuskelpräparat des Frosches bestimmt hatte. Diese ist nicht nur bei den Nerven verschiedener Tiere recht verschieden, sondern auch die verschiedenen Nerven ein- und desselben Tieres können verschiedene Fortpflanzungsgeschwindigkeit aufweisen. Während sie bei manchen Wirbellosen nur einige wenige Zentimeter in der Sekunde beträgt, sind neuerdings für den Menschen Werte von 120 m pro Sekunde festgestellt (Piper).

Die kleine Tabelle zeigt, wie verschieden die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in verschiedenen Nerven ist.

Anadonta (Teichmuschel)	1 cm
Ariolimax (Nachtschnecke)	40 „
Tintenfisch	2 „
Hummer	6—12 m
Murmeltier (Winterschlaf)	1 m
Frosch (Sartorius)	3,3—5,4 m
Forsch (Ischiadicus)	16,3—28,6 m
Mensch	70—120 m

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist auch von der Temperatur abhängig, sie wird mit Sinken der Temperatur geringer.

Worin das eigentliche Wesen der Nervenerregung und Erregungsleitung besteht, ist zurzeit noch nicht bekannt. Bis vor kurzem stand nur die eine Tatsache fest, daß die Erregungsleitung stets mit gewissen elektrischen Vorgängen begleitet ist, die sich leicht und sicher messen lassen. Stets ist nämlich mit einer Erregungsleitung der Nerven das Auftreten eines **Aktionsstroms** festzustellen, beruhend auf der negativen Ladung der erregten Stelle. Jede in Erregung befindliche Stelle wird elektronegativ gegen eine ruhende. Die Messung des Aktionsstromes ist somit die sicherste und bequemste Methode, die Stärke der Erregung in den Nerven zu messen. Diese Messungen haben zu der Aufstellung einer höchst bedeutsamen Gesetzlichkeit geführt, die für alle Nerven, die motorischen wie die sensiblen, gilt, das **Alles- oder Nichtsgesetz.**

Das Gesetz besagt, daß jeder Nerv, gleichgültig ob er stark oder schwach gereizt wird, stets gleich stark erregt wird, also sofort den höchsten Grad der Erregung erreicht. Die Gültigkeit dieses Gesetzes

ist zuerst durch Experimente Adrians erwiesen worden, denen jedoch infolge der früheren irrtümlichen Annahme, daß innerhalb der narkotisierten Strecke die Erregung mit einem Dekrement verbunden sei (siehe unten S. 689), gewisse Unklarheiten anhaften. Daher seien hier zum Beweis der Gültigkeit des Alles- oder Nichtsgesetzes neuere Versuche von Davis, Forbes, Brunswick und Hopkins angeführt, die allen kritischen Anforderungen gerecht werden. Diese Forscher haben den 14 cm langen Nerv. peronius der Katze in einer Kammer mit Alkoholdämpfen narkotisiert und dabei den Aktionsstrom an drei verschiedenen Stellen innerhalb der Narkosekammer (1, 2, 3) sowie an zwei Stellen nach Passieren der Kammer (5, 6) gemessen (Abb. 561). Es ergab sich, daß innerhalb der Kammer die Intensität der Erregung mit steigender Narkose verringert ist, aber an den Stellen 5 und 6 dagegen wieder die normale Höhe des Aktionsstromes erreicht war. Es findet also innerhalb der narkotisierten Nerven-

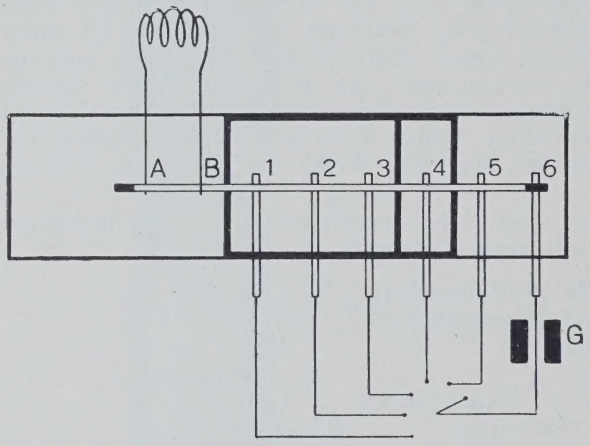


Abb. 561. Schema der Narkosekammern. Der Nerv ist als einfacher Stab, der links bei *A* beginnt und bei 6 aufhört, dargestellt. Bei *A* und *B* befinden sich die reizenden Platinösen, bei *1—6* sind silberne Ableitungselektroden. Die schwarz ausgefüllten Stellen der Nerven sind die, an denen er gequetscht wurde. In den äußeren Kammern, die die Strecken *A—B* und *5—6* enthalten, zirkuliert reine feuchte Luft. Kammer *4* wird nicht ventiliert. Durch die Mittelkammern, die die Elektroden *1, 2, 3* enthalten kann je nach Bedarf reine Luft oder Alkoholdampf durchgeleitet werden. *G* = Galvanometer. Nach Davis, Forbes, Brunswick und Hopkins.

strecke kein Dekrement statt, sondern die Erregung wird je nach dem Grade der Narkose gleichmäßig herabgesetzt. Sobald jedoch die Erregung wieder in die normale Nervenfaserstrecke eintritt, erreicht sie wieder ihre normale Höhe (Abb. 561). Dieser Versuch beweist eindeutig, daß eine Erregung, die durch das Passieren einer narkotisierten Strecke gesunken ist, beim Passieren einer normalen Nervenstrecke wieder zur normalen Größe ansteigt.

Das Gesetz, das ursprünglich nur für die motorischen Nerven als gültig erwiesen war, ist neuerdings auch für die sensiblen Nerven bestätigt worden. Auch beim sensiblen Nerven vergrößert eine Verstärkung der Reize die elektromotorische Kraft des Aktionsstroms nicht (Adrian und Zottermann). Dagegen konnten die Forscher zeigen, daß bei stärkeren Reizen eine Änderung der Frequenz der dem Zentrum zufließenden Erregungswellen stattfindet. Die Veränderung der zentralen Erregung bei Änderung der Reizstärke (Empfindung?) hängt also nur von dieser Änderung der Frequenz, nicht von der Erhöhung des Aktionsstromes der Erregung ab. Die verschiedene Frequenz des

Aktionsstromes könnte die qualitativ verschiedene (psychische) Wirkung verschieden starker Reize im Zentralorgan (Empfindung) trotz gleicher Stärke des Aktionsstroms (Alles- oder Nichtsgesetz) bis zu einem gewissen Grade verständlich machen[1]).

Mit diesen Erfahrungen über die Gültigkeit des Alles- oder Nichtsgesetzes scheint nun die Tatsache in Widerspruch zu stehen, daß man durch Reizung eines Nerven mit verschiedener Reizstärke auch verschieden starke Kontraktionen eines Muskels erzielen kann. Dieser Widerspruch ist jedoch nur ein scheinbarer, da es sich dabei um die Erregung verschiedener Nervenfasern innerhalb eines Nerven handelt, die auf verschiedene Reizstärke ansprechen, also verschieden „empfindlich" sind, so daß bei stärkerer Reizung mehr Fasern in Aktion treten und daher ein größerer motorischer Effekt zustande kommt. Dasselbe ist nach Adrian und Zotterman bei sensiblen Nerven der Fall.

Im besten Einklang mit dem Alles- oder Nichtsgesetz steht die Eigentümlichkeit, daß die Erregungsleitung im Nerv ohne Dekrement verläuft, daß also ihre Stärke mit der Länge der Leitung nicht abnimmt. Man hat früher auf Grund der Beobachtung, daß die Einwirkungsdauer eines Narkotikums, die notwendig ist, um die Leitung zu unterdrücken, von der Länge der narkotisierten Strecke abhängig ist, geschlossen, daß die Stärke der Erregung bei Narkotisierung einer Teilstrecke der Nerven allmählich abnimmt, und daß doch auch innerhalb der Nervenfaser die Erregung mit einem Dekrement verbunden sei (Lucas, Verworn, Fröhlich u. a.). Der Schluß ist jedoch nicht richtig. Denn Kato hat durch Ausdehnung der Narkose auf längere Nervenstrecken in vielfach variierten Versuchen nachgewiesen, daß die Stärke der Erregung (gemessen durch die Stärke des Aktionsstroms) nicht mit der Länge der narkotisierten Strecke allmählich abnimmt. Nur in der allerersten Teilstrecke nimmt die Erregung allmählich ab, was aber nach Kato darauf zurückzuführen ist, daß hier einerseits durch Diffusion des Narkotikums über die Narkosekammer hinaus die angrenzenden Teile des Nerven in abgeschwächtem Grade narkotisiert werden, und daß andererseits die Reizwirkung auch von der Reizstelle aus im völlig narkotisierten Nerv noch eine kurze Strecke (30 mm) die Erregung auszulösen vermag, so daß die Erregung trotz Reizung innerhalb der Kammer erst außerhalb derselben zustande kommt.

Eine weitere physiologisch höchst bedeutsame Tatsache haben kürzlich Downing, Hill und Gerard festgestellt, nämlich eine mit der Erregung auftretende minimale **Wärmetönung** und somit den Nachweis, daß ein **Stoffwechsel** mit der Erregung verknüpft ist. Frühere Versuche ließen es zweifelhaft erscheinen, ob überhaupt mit der Nerventätigkeit, ähnlich wie mit der Muskelkontraktion, ein besonderer Stoffwechsel verbunden ist. Dagegen schien vor allem die experimentell leicht feststellbare Tatsache zu sprechen, daß die Nerven fast nicht ermüdbar sind. Man kann bei einem Tier durch Curare die Muskeln völlig lähmen[2]), wobei aber die Nerven erregbar bleiben. Wenn man nun den

1) Neuerdings hat Bozler durch Versuche bei Medusen wahrscheinlich gemacht, daß gewisse Reizleitungsvorgänge auch hier dem Alles- oder Nichtsgesetz folgen, was in hohem Grade für das Vorhandensein längerer Reflexbahnen und gegen die allgemeine, direkte Verbindung der einzelnen Ganglien nach Art eines primitiven Nervennetzes spricht.

2) Dadurch wird die Ermüdung des Muskels verhindert, so daß die Ermüdbarkeit des Nerven allein durch die Erregung der Muskelkontraktion geprüft werden kann.

motorischen Nerven stundenlang reizt, so zeigt sich, daß er nach Vertreibung des Curare trotz der langen Reizung weiter gleich erregbar ist. Es ist keine Ermüdung eingetreten. Immerhin ließ der Umstand, daß die Nerven in einer Stickstoffatmosphäre allmählich die Erregbarkeit verlieren und daß dabei vor völligem Verlust nur mehrmalige Reizung eine Kontraktion auszulösen vermag, annehmen, daß geringe Ermüdungserscheinungen und somit auch ein geringer Stoffwechsel vorhanden sein müssen.

Nachdem mit empfindlichen Instrumenten ein schwacher Sauerstoffverbrauch und eine Kohlensäureproduktion nachgewiesen worden war (Thunberg, Parker u. a.), ist jetzt, wie gesagt, Hill durch eine bewundernswerte Meßtechnik auch der Nachweis einer Wärmetönung gelungen. Die Wärmeproduktion pro Gramm Nerv und Sekunde Reizdauer beträgt im Mittel $7{,}6 \times 10^{-6}$ Kal. Gerard und Meyerhof haben mittels manometrischer und chemischer Methoden die zugrunde liegenden Stoffwechselvorgänge untersucht und festgestellt, daß bei der Reizung Extrasauerstoff aufgenommen wird, der für kurze Reizzeiten im Durchschnitt 61 cmm O_2 pro Gramm und Stunde beträgt (gegenüber einem Ruhestoffwechsel von 16 cmm O_2 pro Gramm und Stunde). Da aus der oben mitgeteilten Wärmebildung sich bei Kohlehydratverbrennung ein Verbrauch von 48 cmm Sauerstoff berechnet, so dürfte es sich bei dem der Erregung zugrunde liegenden Stoffwechselvorgang aller Wahrscheinlichkeit nach um eine Oxydation von Kohlehydraten handeln, wofür auch der respiratorische Quotient des Extrasauerstoffverbrauches spricht.

Zum Schluß sei noch kurz auf die **Theorie der Erregung**, die Nernst zuerst entwickelt hat, hingewiesen. Nernst nahm als unmittelbare Ursache der Erregung Konzentrationsänderungen der Ionen an, die an Grenzflächen (Plasmahaut, Fibrillen) zustande kommen. Die Plasmahäute (oder Fibrillen) können als zweites Lösungsmittel für die Ionen angesehen werden, in denen die Ionengeschwindigkeit eine andere ist als im flüssigen Zellplasma, so daß dadurch Konzentrationsänderungen zustande kommen. Eine lokale Verschiedenheit der Membran gegenüber einer anderen Stelle führt dann zu einer Potentialdifferenz. Für die Vorstellung, daß bei Nerven Membranen vorhanden sind, die nur für eine Ionensorte durchlässig sind, liegen verschiedene experimentelle Erfahrungen vor. Auf die verschiedenen weiteren Modifikationen, die diese Theorie erfahren hat, sei hier nicht weiter eingegangen, sondern nur noch hervorgehoben, daß es sich in der Nernstschen Theorie zwar nicht um eine gesicherte, allen Erfahrungen gerecht werdende Theorie handelt, wohl aber um eine höchst brauchbare, experimentell sehr fruchtbare Arbeitshypothese.

β) Erregung und Erregungsleitung im Zentralorgan (Reflexbogen).

Wenn wir uns nun der Besprechung der physiologischen Erscheinungen zuwenden, die bei der Erregung und Erregungsleitung im Zentralorgan, also im Reflexbogen, auftreten, so wollen wir auch hier mit der Frage beginnen, an welche Elemente der Neuronen diese physiologischen Vorgänge in den Zentralorganen geknüpft sind. Da in den Zentralorganen vorwiegend die Ganglienzellen, also die Zellkörper der Neurone zusammengedrängt sind, so liegt die Annahme nahe, daß die Eigentümlichkeiten, durch die sich die Erregungsleitung in den Zentralorganen gegenüber der in den Nervenfasern auszeichnet, durch die

Funktion der Ganglienzellen bedingt sei. Diese Annahme scheint jedoch nicht zuzutreffen, denn Bethe hat gezeigt, daß wenigstens für den Taschenkrebs, *Carcinus maenas*, ohne Vermittlung der Zellkörper die Reflexleitungen erfolgen. Die Ganglien dieses Krebses enthalten ein Flechtwerk aufgesplitterter, miteinander in Verbindung stehender Endfasern, ein Neuropil; die zugehörigen Zellkörper bilden aber am Ende kleiner Seitenäste Polster an der Peripherie des Ganglions (Abb. 562). Diese anatomische Beschaffenheit ermöglicht die Beseitigung der Ganglienzellen ohne Verletzung ihrer gegenseitigen Verbindungen untereinander. Die zweite Antenne, an deren Ganglion Bethe dieses Experiment angestellt hat, führte nun einige Zeit nach der Operation alle Reflexbewegungen aus wie vorher. Erst am 4. Tage erloschen sie. Dieser Versuch lehrt, daß die Zellkörper der Ganglienzellen für die Reflextätigkeit an sich nicht notwendig sind und daß somit vermutlich auch hier die Leitung allein durch die Fibrillen erfolgt.

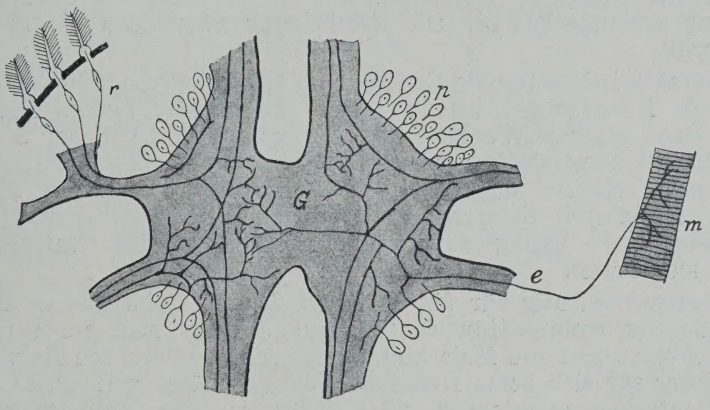


Abb. 562. Schema eines Reflexbogens bei *Carcinus maenas*. *G* Ganglion, *r* rezeptorische Nervenfasern, an Sinneshaaren endigend, *e* effektorische Nervenfaser, *m* Muskel, *p* Ganglienzellpolster. Nach Bethe aus Höber.

Die Bedeutung der Ganglienzellen scheint nur in einer trophischen Funktion zu bestehen. Die im folgenden zu besprechenden Unterschiede ist. Im Gegensatz zu den peripheren Nerven kann im Zentralorgan die Nervenfasern scheinen somit nicht durch Durchgang durch die Zellkörper der Ganglienzellen bedingt; sie sind wahrscheinlich bewirkt durch das Vorhandensein von Membranen beim Übergang der Erregung von einem Neuron zum andern (Sherringtons Synaptentheorie).

Als erster Unterschied der Erregungsleitung im Zentralorgan gegenüber der im Nerven sei hervorgehoben, daß die **Leitung irreziprok** ist. Im Gegensatz zu den peripheren Nerven kann im Zentralorgan die Erregung nur in einer Richtung laufen, und zwar vom sensiblen Nerv über das Zentralorgan zum motorischen Nerven und Muskel, nicht aber umgekehrt. Das läßt sich leicht am Rückenmark der Wirbeltiere demonstrieren. Reizt man die rezeptorischen (zentripetal leitenden) Fasern der hinteren Wurzel, so läßt sich an den effektorischen Fasern, die durch die vordere Wurzel abziehen, durch Prüfung mit einem Galvanometer ein Aktionsstrom feststellen. Erregt man aber umgekehrt

die vordere Wurzel, den effektorischen (zentrifugalen) Nerv und prüft an der hinteren Wurzel, so erfolgt kein Ausschlag am Galvanometer. Das Zentralorgan wirkt also wie eine Art Ventil, das die Erregung nur nach einer Richtung durchläßt.

Auch die **Geschwindigkeit** der Leitung ist im Zentralorgan eine andere als die in den zu- und ableitenden Nerven, und zwar ist sie wesentlich geringer. Die Vermutung liegt nahe, daß diese starke Herabsetzung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit dem Übergang der Erregung von einem Neuron zum anderen in Zusammenhang steht.

Ein weiterer Unterschied in der Erregungsleitung zwischen dem peripheren Nerv und dem Zentralorgan besteht im folgenden: Reizt man einen motorischen Nerven durch einen einzigen Induktionsschlag, so antwortet der mit ihm im Zusammenhang stehende Muskel durch Zuckung. Reizt man dagegen den sensiblen Nerven, läßt man also die Erregung das Zentralorgan passieren, so erfolgt nicht eine Zuckung, sondern ein Tetanus (Krampf), wie er sonst nur bei rhythmischer Erregung zustande kommt. Die Erscheinung nennt man die **zentrale Rhythmik.**

Charakteristisch für die Erregung im Zentralnervensystem ist ferner die große Empfindlichkeit gegen verschiedene äußere Einflüsse, welche einen starken **Wechsel der Erregbarkeit** bedingen. So lähmt z. B. kurzer Sauerstoffmangel die Reflextätigkeit eines Warmblüters vollkommen, während dieses im peripheren Nerven nicht der Fall ist. Bekannt ist ja auch die starke Empfindlichkeit der Zentralorgane gegen Narkotika, deren geringste wirksame Dosis allein das Zentralnervensystem ausschaltet.

Besonders wichtig für die Tätigkeit der Zentralorgane ist die Erscheinung der **Summation** der Erregung. Reizt man einen rezeptorischen Nerven mehrere Male hintereinander mit schwachen Reizen, von denen jeder für sich keine Reflexreaktion auszulösen vermag, so kommt es im Zentralnervensystem zu einer Summation der „unterschwelligen" Erregungen, so daß schließlich eine Reaktion am Erfolgsorgan auftritt. Ein bekanntes Beispiel einer durch Summation bewirkten Reflexreaktion ist die Ejakulation des Samens der Säugetiere durch fortgesetzte mechanische Reizung des Penis.

Eine der Summation ähnliche Erscheinung ist die sogenannte **Bahnung.** Man versteht darunter die Erleichterung einer Reflexbewegung durch eine kurz vorausgehende, an sich unwirksame Reizung des Gehirns oder anderer Teile des Rückenmarks. So kann man nach Sherrington auch durch unterschwellige, also zur Auslösung nicht hinreichende Reizung einer zentripetalen Wurzel die Kontraktion erzielen, wenn man vorher benachbarte zentripetale Wurzeln erregt hat. Bei einem Kaninchen kann durch einen leichten unterschwelligen Hautreiz eine bestimmte Bewegung ausgelöst werden, wenn vorher durch einen elektrischen, ebenfalls an sich unterschwelligen Reiz, der an sich aber bei genügender Stärke die gleiche Reaktion auslösen würde, die freigelegte Großhirnrinde erregt wird. Über die Vorgänge, die sich hier in dem Zentralorgan abspielen und es ermöglichen, daß eine Erregung an anderer Stelle erleichtert wird, ist zurzeit nichts bekannt und der Ausdruck Bahnung soll nur gewissermaßen bildlich zum Ausdruck bringen, daß durch diese Vorreizung anderer Teile

des Zentralorgans die Erregungsleitung erleichtert, der Weg also gleichsam „gebahnt“ wird.

Durch Erregung kann nicht nur ein Muskel in Kontraktion versetzt werden, sondern es gibt auch Erregungsvorgänge, die den entgegengesetzten Effekt hervorrufen, indem sie einen kontrahierten Muskel zum Erschlaffen bringen. Diese Vorgänge werden mit dem Begriff der **Hemmung** bezeichnet. Bei allen natürlichen Bewegungen der Tiere greifen fortwährend kontraktive Erregungen und Hemmungen harmonisch ineinander und ermöglichen so erst den koordinierten Verlauf der Bewegung. Es handelt sich dabei meistens um sogenannte antagonistische Hemmungen, d. h. derselbe Reiz, der einen Muskel erregt und zur Kontraktion bringt, hemmt gleichzeitig (direkt oder indirekt) einen anderen. So bewirkt Reizung des Biceps eine Kontraktion desselben, zugleich aber eine Hemmung des Streckertonus, der Strecker erschlafft. Es kommt das in der Weise zustande, daß durch die Kontraktion des Muskels rezeptorische (sensible) Nervenendigungen im Muskel erregt werden, die reflektorisch die Gegenmuskeln zur Erschlaffung bringen (Abb. 563). In anderen Fällen werden aber diese Hemmungen durch zerebrale Vorgänge bewirkt. Ja das Gehirn kann geradezu neben seiner Bedeutung als Assoziationszentrum als ein Zentrum für Hemmungen angesprochen werden. Des Gehirns beraubte Insekten bewegen sich unaufhörlich, und selbst wenn sie einen Moment zur Ruhe kommen, beginnt auf den geringsten Reiz hin die Bewegung sofort wieder. Ein großhirnloser Frosch zeigt die Hemmungslosigkeit der Reflexe in der Weise, daß er regelmäßig quakt, so oft man seine Rückenhaut berührt. Auch bei Säugetieren und beim Menschen ist nach Verletzungen des Großhirns diese Hemmungslosigkeit der Reflexe zu beobachten.

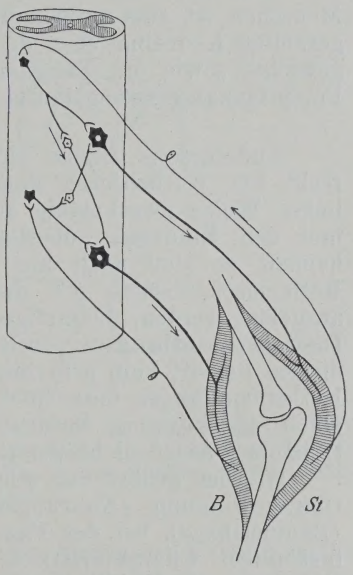


Abb. 563. Schema der nervösen Beziehungen zwischen antagonistischen Muskeln. Nach Fröhlich.

In bestimmten Teilen der hochentwickelten Zentralnervensysteme von Wirbeltieren (aber auch von vielen Wirbellosen), vor allem im Großhirn findet sich die für die betreffenden Tiere äußerst wichtige Eigentümlichkeit, daß Erregungen dort längere Zeit anhaltende Veränderungen bewirken. Bei der Besprechung der Bahnung haben wir schon ähnliche Erscheinungen kennen gelernt. Man sagt, die Erregung hinterläßt Spuren oder Engramme. Diese vermögen dann bei späteren Erregungen das Reflexgeschehen wesentlich zu beeinflussen, sei es in erregender oder hemmender Art. Psychologisch ausgedrückt handelt es sich um die Gedächtnis- und Erinnerungserscheinungen. Wir werden im folgenden bei den sogenannten bedingten Reflexen uns noch näher mit ihnen befassen.

3. Reflexe.

α) Unbedingte Reflexe.

Die Rezeption eines bestimmten Reizes löst in vielen Fällen rein automatisch eine bestimmte Reaktion in einem Erfolgsorgan aus, die wir in diesem Falle mit Pawlow als einen **unbedingten Reflex** bezeichnen. Das ganze Verhalten vieler niederer Tiere (und zwar nicht nur solcher, die ein Nervennetz besitzen, sondern auch solcher mit Zentralorganen) ist rein reflektorisch bedingt; diese Tiere sind Reflexmaschinen. So sind die Orientierungsbewegungen der meisten wirbellosen Tiere (z. B. das Hinfliegen der Motte zum Licht) nur durch bestimmte Folgen von unbedingten Reflexen veranlaßt[1]). Diese Orientierungsbewegungen zeigen selbst dann unbedingt reflektorischen Charakter, wenn dabei mnemische Prozesse beteiligt sind.

Aber auch das Verhalten der höheren Wirbeltiere bis hinauf zum Menschen ist zum großen Teil unbedingt reflektorisch. So werden die gesamten Koordinationen der Ortsbewegungen, die Erhaltung des Gleichgewichts sowie die Tätigkeit des Stoffwechsels und die Funktion der Fortpflanzung zwangsläufig durch unbedingte Reflexe geregelt.

Andererseits finden sich bei vielen wirbellosen Tieren und erst recht bei Wirbeltieren komplizierte Reaktionen, die oft in erstaunlicher Weise zweckmäßig für die betreffenden Organismen erscheinen und den Eindruck „überlegter" Handlungen hervorrufen. Und doch handelt es sich auch hier nur um mehr oder minder komplizierte Reflexmechanismen, die durch äußere und innere Reize der Tiere ausgelöst werden. Derartige Handlungen der Tiere bezeichnet man als **Instinkthandlungen**, doch muß man sich bewußt bleiben, daß mit diesem Begriff kein prinzipieller Unterschied gegenüber den unbedingten Reflexhandlungen bezeichnet werden kann, sondern daß es sich nur um einen abgekürzten Ausdruck für eine Summe gemeinschaftlich auftretender, meist nicht genügend analysierter Einzelreflexe handelt.

Hierher gehört vor allem das Verhalten von Tieren bei der Nahrungsgewinnung (Nahrungsinstinkte), bei dem Bau von Wohnungen (Bauinstinkte), bei der Paarung und Brutpflege (Paarungs- und Brutinstinkte). Charakteristisch für die Instinkte ist der Umstand, daß sie, mögen sie im einzelnen noch so kompliziert sein, mit dem betreffenden Entwicklungsstadium des Tieres, an dem sie in Erscheinung treten, erblich festgelegt sind. Das spricht schon für ihren rein reflektorischen Charakter, dazu kommt noch der Umstand, daß manche Tiere selbst ganz komplizierte Instinkthandlungen nur einmal im Leben ausführen.

---

1) Man bezeichnet die Orientierungsbewegungen solcher Tiere, die auf bestimmte Reize hin in bestimmter Weise erfolgen, in der gleichen Weise, wie die der Protisten und Pflanzen als Taxien resp. Tropismen und spricht somit auch bei Nervenmuskeltieren von Phototaxis, Chemotaxis, Phototropismus usw. Diese Bezeichnungen scheinen uns jedoch unzulässig; handelt es sich doch nach dem, was wir im Vorstehenden genauer kennen gelernt haben, um ganz verschiedene Vorgänge. So ist der Phototropismus der Pflanzen eine einfache Lichtwachstumsreaktion; bei den gerichteten Bewegungen der Nervenmuskeltiere auf einen Reiz hin handelt es sich dagegen um eine mehr oder minder komplizierte Summe von Reflexen. Man sollte daher unbedingt die Bezeichnung Tropismen und Taxien für die Orientierungsbewegungen der Tiere überhaupt vermeiden und hier nur von reflektorischer Lichtorientierung, Chemoorientierung usw. sprechen.

Reichliche Beispiele instinktiver Handlungen bietet die Lebensweise vieler Insekten, am bekanntesten sind wohl die der staatenbildenden Hymenopteren (Ameisen, Bienen usw.). Da die meisten komplizierten Instinkthandlungen dieser Tiere bisher im einzelnen nicht genauer analysiert sind, so ist es nicht verwunderlich, daß teleologisch eingestellte Biologen immer wieder solches Verhalten der Tiere als Beweise zwecktätigen Handelns und eines dem Organismus immanenten teleologischen Prinzips anführen. An einem Beispiel sei daher gezeigt, wie solch zwecktätig erscheinende Instinkthandlung sich aus einzelnen Reflexen zusammensetzt.

Bei der Weinbergschnecke *Helix pomatia* geht der Begattung ein Liebesspiel voraus, das eine halbe bis eine Stunde dauert und in einer ganz charakteristischen Folge von komplizierten Bewegungen besteht, die Meisenheimer eingehend beschrieben hat. Man kann an dem ganzen Vorgang zwei Etappen unterscheiden,

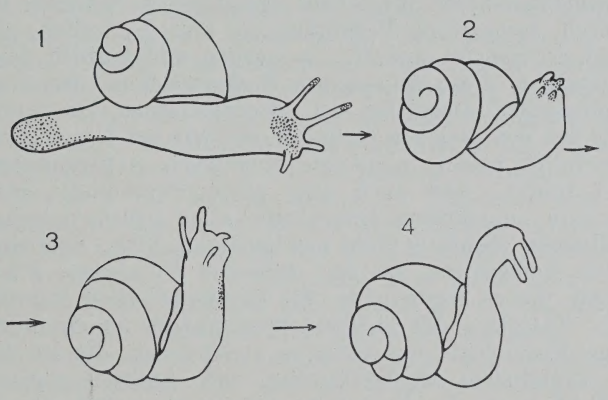


Abb. 564. Das Schema zeigt das Zustandekommen der für das Liebesspiel der Weinbergschnecke charakteristischen Körperstellungen; punktiert sind diejenigen Körperteile bezeichnet, welche gereizt werden müssen, um das nächste Stadium hervorzurufen. Nach J. S. Szymanski.

1. ein aktives Stadium: Anstemmung des hintersten Fußabschnittes gegen den Boden, Sich-Stützen auf die Schalenwindungen, Aufrichten des Vorderkörpers, Aneinanderpressen der Sohlen, pendelnde Bewegungen der Vorderkörper und tastende Bewegungen der hinteren Fühler von oben nach unten und gegen die Mitte hin.

2. ein passives Stadium: Zurückziehen des Vorderkörpers und Einziehen der Fühler infolge der Berührung des Kopfes durch die mitspielende Schnecke und daraufhin bewegungsloses Verharren in der zusammengekauerten Stellung mit abgehobenen Vorderkörpern und halb eingezogenen Fühlern (Abb. 564).

Szymanski hat diese Instinkthandlungen eingehend analysiert und konnte nun zunächst feststellen, daß jede einzelne dieser Bewegungen als einzelner unbedingter Reflex bei der Weinbergschnecke auch außerhalb der Brunstperiode vorkommt, eine Komponente des normalen Verhaltens der Tiere darstellt. Nach vielen Versuchen ist es ihm auch schließlich gelungen, die beiden Stadien des einleitenden Liebesspieles mit allen seinen charakteristischen Körperstellungen und

Bewegungen durch taktile Reizung verschiedener Körperteile jederzeit hervorzurufen (Abb. 564). Die einzelnen Reflexgruppen wurden dabei derart rasch nacheinander ausgelöst, daß die eine teilweise noch andauerte, während die nächstfolgende bereits aufgetreten war. Damit ist gezeigt, daß ein instinktives „angeborenes" Benehmen in eine Reihe von Reflexen zerlegt werden kann.

β) Bedingte Reflexe.

Bei den Säugetieren, die in ihrer Organisation wie in ihrem Verhalten uns am nächsten stehen, sehen wir ständig Handlungen, die mit unseren eigenen in vieler Hinsicht Ähnlichkeiten aufweisen und bei deren Beschreibung wir die von unseren Handlungen her gewohnten psychologischen Begriffe benutzen. Das Charakteristische dieser Handlungen besteht darin, daß sich das Tier auf die ständig neu auftretenden Eindrücke der Außenwelt in seinem Verhalten einstellt und dieselbe nicht in automatenhafter Weise mit festgelegten Reflexen beantwortet, sondern durch assoziative Verbindungen sein Verhalten, der Umwelt entsprechend, fortgesetzt ändert. Es werden und wurden daher vielfach Versuche gemacht, diese sogenannte Seelentätigkeit der höheren Tiere mit psychologischen Begriffen zu interpretieren. Diese Bemühungen können aber aus den gleichen Gründen, die wir bei der Sinnesphysiologie näher ausgeführt haben, nicht zu objektiven naturwissenschaftlichen Ergebnissen führen, und auch eine echte Psychologie der Tiere ist wegen des rein subjektiven Charakters aller psychologischen Begriffe und Vorstellungen ebenfalls nicht möglich (s. S. 699). Es bedeutete daher einen großen Fortschritt, als der russische Physiologe Pawlow eine Methode fand, die es ermöglichte, die psychologischen Begriffe aus dem Studium der Tätigkeit der Großhirnhemisphären zu eliminieren und so eine richtige Physiologie des Gehirns anzubahnen. Es ist dies die Methode der künstlichen Herbeiführung und Analyse sogenannter bedingter Reflexe, die Pawlow mit einer großen Schar von Mitarbeitern in den letzten beiden Jahrzehnten mit großem Erfolg angewandt hat. Bei diesen Untersuchungen zeigte es sich, daß dem so wechselnden Auftreten zeitlicher Assoziationen Verbindungen mit unbedingten Reflexen zugrunde liegen.

Die russischen Forscher benutzten als Untersuchungsobjekt ausschließlich Hunde, und zwar diente ihnen als Indikator der Reflexhandlungen eine sehr einfache Tätigkeit, nämlich die Sekretion der Speicheldrüsen. Die Untersuchung dieses Vorganges hat gegenüber den durch Reflexe ausgelösten Muskelkontraktionen den Vorteil, daß sie einfacher und sehr leicht quantitativ bestimmbar ist. Durch Anlegung einer Fistel kann nämlich der Effekt durch Zählen der Tropfen des Speichelsekrets leicht quantitativ festgestellt werden. Die Sekretion der Speicheldrüse durch die Mundschleimhaut ist ein reflektorischer Vorgang, der mit automatischer Bestimmtheit eintritt, sowie Nahrung in den Mund gelangt. Dieser unbedingte primitive Reflex findet sich auch noch nach Entfernung des Großhirns. Auf der anderen Seite ist es aber eine bekannte Tatsache, daß dieser Reflex auch „psychisch" modifiziert werden kann, indem der Anblick von Nahrungsmitteln oder das Denken daran Speichelfluß herbeizuführen vermag. Dieses letztere ist natürlich nur unter der Mitarbeit der Großhirnhemisphären möglich. Dies zeigt schon, daß der Reflexbogen mit anderen Neuronen assoziativ

in Verbindung treten kann, daß das aber nicht unbedingt und für immer geschieht, sondern nur bedingt und zeitweise.

Die Versuche Pawlows und seiner Mitarbeiter ergaben nun, daß solche bedingten Reflexe nicht nur durch das Zusammentreffen von Reizen, die mit der Nahrung in irgendeiner Beziehung stehen (wie der Anblick) zustande kommen, sondern daß sie auch durch ganz indifferente Reize hergestellt werden können. So stellt sich die bedingte Speichelabsonderung ein, wenn man öfters mit der Fütterung zugleich einen bestimmten Glockenton ertönen läßt. Schlägt man diesen Ton nach einiger Zeit an, ohne zu füttern, so erfolgt ebenfalls Speichelsekretion. Es hat sich ein bedingter Reflex für einen bestimmten Ton gebildet. Gerade die Verbindung der bedingten Reflexe mit Tönen hat ergeben, daß die Schallanalysatoren[1]) der Hunde äußerst leistungsfähig sind. Man kann dem Hunde geradezu ein absolutes Gehör zuschreiben. So kann man z. B. einen Ton von 100 Schwingungen pro Sekunde zum Auslöser eines bedingten Speichelreflexes „machen" und der Hund unterscheidet alsdann zwischen ihm und einem Ton von etwa 104 oder 106 Schwingungen, letztere lassen keine Speichelsekretion eintreten. Selbst halbe und viertel Töne können also vom Hunde auf diese Weise differenziert werden. Auch die elektrische Reizung bestimmter Hautstellen ist sehr weitgehend differenzierbar. Ein bedingter Reflex, der durch Reizung einer bestimmten Hautstelle ausgelöst wird, versagt, wenn die Elektroden nur um 1 cm verschoben wurden.

Auch Summen von Reizen können zu Auslösern von bedingten Reflexen gemacht werden, so z. B. ein harmonischer Akkord aus drei Tönen. Wenn der Zusammenklang von drei bestimmten Tönen zum bedingten Reiz geworden ist, so sind auch zwei dieser Töne und sogar auch der einzelne davon wirksam, aber zwei Töne wirken schwächer als der ganze Akkord, die einzelnen Töne schwächer als zwei.

Besonders interessant ist folgender Versuch. Ein elektrischer Strom von einer gewissen Stärke ruft auf der Haut des Hundes eine erhebliche Schmerzempfindung hervor, auf die er durch allerhand Abwehrmaßnahmen reagiert. Durch mehrmalige zeitliche Verbindung mit der Fütterung hat man diesen anfangs Schmerz auslösenden Reiz zu einem bedingten Reflex für Speichelsekretion gemacht, man hat, wenn man es psychologisch ausdrücken will, „Schmerz" in „Appetit" verwandelt.

Die Versuche ergaben aber auch, daß zeitliche Assoziationen als Hemmungen wirken können. Wenn man z. B. das Erklingen eines Tones oder das Aufzucken eines Lichtstrahles (jeden Reiz einzeln für sich) durch gleichzeitige Fütterung zum Auslösen eines bedingten Reflex gemacht hat, dann aber beide Reize zusammen einwirken läßt, ohne Nahrung zu geben, so sind sie unwirksam. Sie haben sich gegenseitig gehemmt. Auch durch nachträgliche Zufügung eines neuen Reizes kann der alte bedingte Reiz eine Hemmung erfahren. So hebt ein neuer gleichgültiger Geruch die Wirkung eines anderen, der einen bedingten Reflex bereits auslöste, auf und ebenso ein „neuer" Ton die Wirkung eines „alten".

Versuche älterer Forscher (Hitzing, Flechsig, Goltz) wie solche von Pawlow und seinen Schülern über die Folgen der ganzen

1) Analysatoren nennt Pawlow die Rezeptionsorgane mit den dazu gehörigen Zentren im Gehirn.

oder teilweisen Entfernung der Großhirnhemisphären haben ergeben, daß sie das Organ der Analyse sowohl wie der Bildung neuer Reflexe, neuer Verbindungen sind. „Sie sind ein Organ des tierischen Organismus, welches speziell darauf eingestellt ist, stets und immer wieder Gleichgewichtseinstellungen desselben mit der Außenwelt herzustellen, d. h. ein Organ für entsprechendes und unmittelbares Reagieren auf die verschiedensten Kombinationen und Schwankungen der Erscheinungen der Außenwelt" (Pawlow).

Damit, daß wir hier mit Pawlow die Meinung vertreten, daß eine Erforschung der Physiologie der Zentralorgane der höheren Tiere nur in der von Pawlow betriebenen Weise unter Ausschaltung aller psychischer Begriffe und psychologischen Interpretationen, vor allem auch nur durch die Ausschaltung psycho-physischer Zusammenhänge mit Aussicht auf Erfolg möglich ist, soll jedoch nicht gesagt sein, daß den Tieren nun psychische Fähigkeiten abgehen. Es sei nur mit Nachdruck betont, daß mit psychischen Interpretationen keine physiologischen (also naturwissenschaftlichen) Erkenntnisse gewonnen werden können, daß ebensowenig aber die Erforschung der Physiologie der Sinnesorgane und der Zentralnervensysteme imstande ist, uns Einblicke und Aufschlüsse über die psychischen Phänomene zu gewähren.

Schlußbetrachtungen.

A. Leib—Seele-Frage.
B. Erkenntnistheoretische Grundlagen der Biologie.
C. Zweckmäßigkeit.
D. Mechanismus — Vitalismus.

A. Leib—Seele-Frage.

Die physiologische Betrachtung der Rezeptoren und des Zentralnervensystems hat uns gezeigt,, wie beim Menschen mit den physiologischen Prozessen, deren Analyse die alleinige Aufgabe der Biologie als Naturwissenschaft ist, auch psychische Vorgänge, Empfindungen, Wahrnehmungen, Vorstellungen, Urteile verbunden sind. Oft scheinen die psychischen und die physischen Vorgangsreihen parallel zu verlaufen, doch läßt sich deren Zusammenhang mit den Mitteln der Wissenschaft, als logisch, rational, in keiner Weise erfassen. Die größte Problematik die das Leben bietet, tritt uns in der Leib—Seele-Frage entgegen, eine unauflösbare Antinomie: Das Verhältnis ist ein alogisches. Jeder Versuch, das Seelische aus den Prinzipien des physischen Lebens erklären zu wollen, ist wegen dieser alogischen Natur des Verhältnisses vom Seelischen zum Physischen verfehlt. Die Biologie als Naturwissenschaft ist nur imstande, logische Zusammenhänge wissenschaftlich aufzuklären. Ebenso verfehlt ist aber auch jeder Versuch, von dem Psychischen, Seelischen her unbekannte physische Vorgänge des Lebens biologisch erklären zu wollen.

Alle derartigen Versuche müssen fehlschlagen, weil uns das Bewußtsein als solches von ganz anderer Seite, auf Grund anderer Vorgänge bekannt ist. „Das Bewußtsein kann nur introspektiv in sich selbst betrachtet werden." Es ist unmöglich, in diese Innerlichkeit von außen her zu gelangen. Es ist zugleich Betrachtendes und Objekt seiner Betrachtung. Und der Betrachtende kann unmittelbar nur sein eigenes Bewußtsein zum Gegenstand der Betrachtung machen. Nur durch Analogie können wir auf Bewußtseinsvorgänge bei unseren Mitmenschen schließen. Was für Bewußtseinsvorgänge unsere Mitmenschen *erleben*, wissen wir nicht. Wir können nur aus der Gleichartigkeit der äußeren Manifestationen unserer Bewußtseinsvorgänge mit denen der Mitmenschen das Vorhandensein gleichgearteter Bewußtseinsvorgänge *mutmaßen*. Und in gleicher Weise schließen wir durch Analogie auch auf Bewußtseinsvorgänge bei Tieren, von denen wir uns aber um so weniger irgendeine Vorstellung machen können, je weiter sie in ihrer Organisation von uns entfernt sind. Jener Zweig der Biologie, die Tierpsychologie, die glaubt, das Seelenleben der Tiere erforschen zu können, ist dazu schlechterdings nicht imstande, weil ihr alles methodische Rüstzeug zu einer solchen

Psychologie fehlt. Was diese Psychologie erforscht, ist, soweit sie ernsthafte Wissenschaft treibt, kein Seelenleben der Tiere, sondern Physiologie der Sinne und des Nervensystems. Sie verwendet dabei nur die psychologischen Begriffe als heuristisches Prinzip, um überhaupt Ansätze zur kausalen Forschung zu gewinnen (s. S. 711 u. f.).

Und doch besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem Forschungsgebiet der Biologie und dem Bewußtsein, und die Probleme, die uns dabei entgegentreten, lassen sich nicht ignorieren. Nicht nur ist der Mensch ein einheitliches Wesen, in dem diese beiden getrennten Welten in dauerndem Konnex stehen, sondern es kann wohl auch nicht geleugnet werden, „daß die höheren Tiere etwas unserem Bewußtsein ähnliches besitzen, wie immer verschieden es auch von diesem sein mag". Allein schon die Tatsache der Deszendenz läßt uns um diese letztere Annahme nicht herumkommen. Derselbe Analogieschluß, der uns bei unseren Mitmenschen Bewußtseinsvorgänge vermuten läßt, ist auch für die Beurteilung des Verhaltens der Tiere statthaft. Denn die Manifestationen dieser vermuteten Bewußtseinsvorgänge sind von denen beim Menschen nicht der Art und Weise nach, sondern nur graduell verschieden. Und doch ist es schlechterdings unbegreifbar, „wie ein Prozeß als Körpervorgang beginnen und als seelischer Vorgang enden kann, oder umgekehrt". Die Annahme einer Wechselwirkung zwischen Physischem und Psychischem, die dem natürlichen Denken als das Naheliegendste erscheint, hält keiner kritischen Prüfung stand. Es läßt sich nun einmal nie verstehen, „wie ein leiblich-physischer Vorgang einen Bewußtseinsvorgang sollte hervorrufen können, der zwar als ‚Vorgang' immer noch das Moment des zeitlichen Ablaufes mit ihm gemeinsam hat, dessen Inhalt aber weder räumlich noch zeitlich ist". Und ebenso ist es umgekehrt. Es bleiben immer zwei parallel laufende, sich wechselseitig entsprechende, aber niemals schneidende Reihen von Vorgängen, die physischen in Sinnesorganen und Nervensystem und die psychischen im Bewußtsein, die trotz der genauesten Beziehungen zueinander ewig getrennt nebeneinander bestehen, wie es die Theorie des psychophysischen Parallelismus annimmt.

Es ist für die Biologie als Naturwissenschaft wichtig, sich mit aller Deutlichkeit klar zu machen, daß diese Grenze zwischen Physiologie und Psychologie, zwischen physiologischer und psychologischer Forschung trotz der innigen Beziehungen, die durch die Einheit des psychophysischen Wesens der Organismen gegeben sind, nicht eine relative, sondern eine absolute, unübersteigliche ist. Vergleichende Sinnesphysiologie und Tierpsychologie, die experimentelle Psychophysik der menschlichen Psychologie, sie treiben alle keine echte Psychologie, sondern nur Physiologie, die infolge der komplexen ungeklärten Kausalzusammenhänge mit psychologischen Begriffen beschwert ist, die aber beim weiteren Fortschreiten der Erkenntnis eliminiert werden müssen. Es ist wie ein Reden mit zweierlei Sprachen, das aber doch nur dem Begreifen eines einzigen Sachverhaltes dient. Und dieser Sachverhalt ist immer nur der physische.

Trotz dieser methodisch festzuhaltenden absoluten Problemscheide wird natürlich die durchgehende und übergreifende Problembeziehung der beiden Gebiete nicht aufgehoben. In der Einheit des Menschen, in der Einheit von Leib—Seele, die einmal zum Wesen des Menschen gehört, ist dieses Übergreifen begründet und die Theorie des psychophysischen Parallelismus kann somit keine zutreffende Theorie des

psycho-physischen Problems sein, sondern uns nur als methodische Richtschnur dienen. Die psycho-physische Einheit des Menschen ist als Phänomen des Seins schlechthin gegeben. Es kann auch nicht geleugnet werden, daß andererseits ganz bestimmte Abhängigkeiten zwischen physischen und psychischen Vorgängen bestehen. „Wichtig ist dagegen nur, daß man sich der Tatsache bewußt bleibe, daß die Zusammenhänge und Abhängigkeiten, um die es sich hier handelt, ungeachtet ihrer phänomenalen Gegebenheit doch tief rätselhaft und unverstanden bleiben, und daß eben die Tatsache des psycho-physischen Wesens im Menschen eine durchaus metaphysische irrationale Tatsache ist" (Nic. Hartmann). Das Irrationale tritt uns hier in seiner größten und tiefsten Verankerung entgegen.

Da der Mensch nicht nur Objekt der biologischen Forschung, sondern zugleich als erkennendes Subjekt der schöpferische Erzeuger aller Wissenschaft — so auch der Biologie — ist, und da schon bei dem Zustandekommen aller Erfahrung und aller Erkenntnis psychische Vorgänge die überwiegende Rolle spielen, so drängt dieses Verhältnis des Psychischen zum Physischen unabweislich zu einer Erörterung und kritischen Auseinandersetzung über die logisch-erkenntnistheoretischen Grundlagen der Biologie, die im nächsten Abschnitt erörtert werden sollen.

B. Die erkenntnistheoretischen Grundlagen der Biologie.

In der Einleitung haben wir schon darauf hingewiesen, wie wichtig, ja direkt notwendig eine Erörterung der philosophischen und erkenntnistheoretischen Grundlagen gerade für die biologische Wissenschaft ist. Durch sie wollen wir Einsicht und Klarheit gewinnen, inwiefern die Biologie als Wissenschaft möglich ist, wieso und inwiefern unsere biologischen Forschungsergebnisse den Anspruch erheben können, als Wissenschaft, als Wahrheit, als Erkenntnis zu gelten. Wohl kann ein hervorragender Naturforscher, ohne sich über die philosophischen Grundlagen der Erkenntnis Klarheit verschafft zu haben, nicht nur die größten Einzelentdeckungen in seiner Wissenschaft machen, sondern auch zugleich umfassende theoretische Vorstellungen entwickeln, die das Gebiet seiner Wissenschaft oft noch fruchtbarer zu fördern vermögen, ja unter Umständen weit über die Grenzen seiner Wissenschaft wirken. Er kann rein intuitiv die richtigen Hypothesen, die die Wissenschaft weiter führen, erspüren und sich dabei sehr wohl über die Grenzen sowie die Tragweite und den Wert der Hypothesen oder Theorien klar sein, ohne besondere erkenntnistheoretische Betrachtungen angestellt zu haben. Vielfach findet man aber auch bei Naturforschern, die in der Einzelforschung Gutes leisten, in der Handhabung von Hypothesen, Theorien und Begriffen eine auffallende Unsicherheit und man steht oft vor der grotesken Sachlage, daß gerade kritische, vorsichtige Forscher neuen, wohlbegründeten und aussichtsreichen Hypothesen gegenüber sich völlig ablehnend verhalten, während sie alte hypothetische Begriffe, deren erkenntnistheoretische Grundlagen keineswegs gesicherter, vielleicht sogar schwächer sind, unbedenklich als Tatsachen annehmen. Darüber Klarheit zu gewinnen, was Wahrheit, was Erkenntnis, was sogenannte Tatsachen, was Hypothesen sind, ferner wie Hypothesen zu Erkenntnis werden, das ist die Aufgabe der Erkenntnislehre, und der Naturforscher,

der sich diese Klarheit verschafft hat, wird natürlich seinen beschwerlichen Aufstieg zu den nie erreichbaren, aber ihm als Ziel immer vorschwebenden Höhen reiner Erkenntnis und absoluter Wahrheit sicherer finden und leichter gehen, er wird Irrwege und Abgründe leichter vermeiden, als wenn er ohne diesen Wegweiser seinen Pfad suchen muß.

Der naive Mensch sieht die seinen Sinnen sich darbietenden Objekte als das real Gegebene, Tatsächliche an. Ein Blatt Papier, ein Baum, ein Käfer, ein Stein, ein Stern, sie sind ihm tatsächlich vorhandene, in sich durch ihre Eigenschaften bestehende und charakterisierte Gebilde. Sie sind ihm die „Dinge" der Welt. Und auch der Naturforscher rechnet mit diesen Gegenständen als den real gegebenen Objekten seiner Forschung, ohne zunächst die Frage, ob dieses Verfahren berechtigt ist, näher zu prüfen. Und er darf und kann das als Naturforscher auch zunächst ohne weiteres tun. Je mehr aber eine Wissenschaft sich in die Tiefe entwickelt, je mehr sie den früher gekennzeichneten nomothetischen Charakter annimmt, desto mehr verlieren die angeblich real gegebenen Stoffe und Dinge von den Eigenschaften, durch die sie ursprünglich allein charakterisiert waren. Diese Eigenschaften können als nebensächlich in den Hintergrund treten, ja sogar völlig aufgelöst werden. Und die Wissenschaft operiert dann vielfach nur noch mit reinen abstrakten Begriffen ohne alle Anschaulichkeit und ohne Sinnesqualitäten, mit reinen Gedankendingen. Gerade in der Physik, die wir als die nomothetische Allgemeinwissenschaft erkannt haben, ist dieser Erkenntnisprozeß am weitesten fortgeschritten. Eine physikalische Disziplin, wie die Optik, die ihren Ausgang genommen hat von so überaus anschaulichen Sinneswahrnehmungen und Eigenschaften, wie es die optischen, durch den optischen Sinn vermittelten sind, operiert heute nur noch mit Elektronen und Quanten, die aller Anschaulichkeit bar sind. Da drängt sich dann ohne weiteres die Frage nach dem Sinn der Dinge, nach der Erkenntnis und dem Erkenntnisgrund der Lehrsätze auf. Hier beginnt die erkenntniskritische Besinnung.

Materialismus. Es gibt nur eine philosophische Anschauung (wenn man sie überhaupt eine philosophische nennen kann), die allerdings früher in Kreisen der Naturforscher die weiteste Verbreitung gefunden hatte, die das ursprünglich durch die Sinneswahrnehmungen Gegebene sowie die von den Einzelwissenschaften darüber ermittelten Begriffe und Lehrsätze ohne Prüfung in völlig naiver Weise als das Gegebene schlechthin, als die wissenschaftlichen Tatsachen, als die Wahrheit annimmt, der Materialismus. Auch die weiteren Ergebnisse der Wissenschaft, selbst da, wo sie zu einem Zurückdrängen oder gar zu völligem Auslöschen der ursprünglich gegebenen sinnlichen Ausgangspunkte des Realen geführt haben, werden nun von dieser Auffassung unbedenklich und in derselben Weise als reale Tatsachen angenommen. Und derartig abgeleitete, vom ursprünglich Gegebenen durch weite Denkoperationen entfernte Begriffe und Lehrsätze von vielfach stark hypothetischem, wenn auch wissenschaftlich wohlbegründetem Charakter, werden dann mit derselben naiven Sicherheit, mit demselben Dogmatismus als Tatsachen der Wissenschaft verkündet und bei Weltanschauungsfragen als Tatsachen in Rechnung gesetzt. Die Frage nach dem „Rechtsgrund" derartiger Erkenntnisse, nach ihrem Zusammenhang mit dem ursprünglich durch die Erfahrung Gegebenen wird überhaupt nicht erhoben. Ursprüngliche Erfahrung (d. h. das ursprünglich den Sinnen

allein Gegebene) und abgeleitete Erfahrungen werden überhaupt nicht unterschieden, sondern gleichbewertet.

Positivismus. Die Unhaltbarkeit dieses materialistischen Standpunktes hat in prägnanter Weise der neuzeitliche Positivismus aufgezeigt, als dessen hervorragendster Vertreter der verstorbene Physiker E. Mach gelten kann, der aber ebenso wie der Materialismus schon im Altertum (Protagoras) und im 17. Jahrhundert (Locke und Hume) von bedeutenden Philosophen gelehrt wurde. Der Positivismus erkennt richtig, daß alle Erfahrung und Erkenntnis der Dinge auf sinnliche Empfindung zurückzuführen ist. „Was ich von den Dingen unmittelbar weiß, sind nur meine eigenen Empfindungen. Analysiere ich nur einmal irgendein Ding, z. B. ein Stück Kreide! Was kann ich von ihm sagen? Die Kreide ist weiß. Weiß ist meine Empfindung. Die Kreide ist schwer. Schwer ist meine Empfindung. Die Kreide ist hart. Hart ist meine Empfindung. Die Kreide ist kalt. Kalt ist meine Empfindung. Die Kreide hat eine bestimmte Form, die Form ist nichts weiter als ein bestimmter Komplex von Empfindungen. Wie ich auch das Stück Kreide untersuchen mag, ich finde immer nur meine eigene Empfindung, was aber hier von der Kreide gilt, das gilt von allen Dingen" (Verworn).

Hinter diesen Empfindungen stehen für den Positivismus keine substantiellen Dinge. „Was wir empfinden, sind nicht Dinge, sondern Farbe, Töne, Geschmäcke, Gerüche etc. Diese machen erst die Dinge aus, nicht die Dinge sie. Unabhängig von den Empfindungen gibt es kein Sein. Das Sein wird nicht geleugnet, es wird nur als Empfundensein angesehen" (Verworn).

Diese grundsätzliche Gleichsetzung von Sein und Wahrgenommenwerden macht es jedoch, streng genommen, dem Positivisimus unmöglich, zur Erkenntnis einer Ordnung, zu einer Gesetzmäßigkeit zu kommen. Denn was wir nach ihm wahrnehmen, ist nie ein Bewirktwerden, sondern immer nur ein Aufeinanderfolgen der Wahrnehmungen, kein propter hoc, sondern ein post hoc. Dementsprechend sind auch Kausalität und Substanz lediglich als Sache der Gewohnheit, als bestimmte Verknüpfungen von Empfindungen aufgefaßt. Weil wir gewohnt seien, dieselben Eindrücke in gleichen Folgen ablaufen zu sehen, sollen wir auf ein scheinbares Bewirktwerden (Kausalität) schließen, die Gewohnheit des gleichen Beisammenseins von Eindrücken soll die Substanzvorstellung vortäuschen.

Bei dieser Auffassung ist es nicht zu verstehen, wie man allein von den Empfindungen aus überhaupt zur Aufstellung begründeter wissenschaftlicher Sätze gelangen kann. Und der konsequenteste Vertreter des Positivismus, Protagoras, hat denn auch folgerichtig jedes Sein und jede Erkenntnis geleugnet. Der neuere Positivismus will jedoch begreiflicherweise die Wissenschaft nicht preisgeben — steht sie doch als Faktum in unserer Zeit — und Mach sucht sie daher mit Hilfe der Biologie als denkökonomische Funktion zu begründen. Es ist merkwürdig, wie hier der Positivist Mach, der sich bemüht, voraussetzungslos und metaphysikfrei die Erkenntnis zu begründen, in eine krasse Metaphysik und einen Dogmatismus zurückverfällt. Denn wie ein deus ex machina soll hier ein Prinzip einer Spezialwissenschaft, der Biologie (die Denkökonomie als zweckmäßige Anpassung), die wissenschaftliche Erkenntnis begründen, ein Prinzip zudem von höchst problematischer, in dieser Spezialwissenschaft selbst noch nicht genügend

gesicherter Geltung. Es ist ein Rückfall in eine naive anthropomorphistische Denkweise. Denn wie kann ein abgeleitetes umstrittenes Prinzip der Biologie, das selbst erst als wissenschaftliches Ergebnis zu begründen ist, die Erkenntnis begründen?

Dem Positivismus gebührt das Verdienst, den einzig legitimen Ausgangspunkt aller Naturforschung in den Sinnesempfindungen wiedergefunden zu haben, er vernichtet jedoch, konsequent durchgeführt, alle Wissenschaft. Bruno Bauch hat den Standpunkt des Positivismus in treffender Weise folgendermaßen gekennzeichnet: „Es gäbe nur einen allgemeingültigen Satz, nämlich den, daß es außer dem Satze — es gäbe keine allgemeingültigen Sätze — in der Tat keine gibt." „Hält sich der Positivismus auch selbst nur für richtig, dann ist er schon falsch und hebt sich auf, da es Richtigkeit für ihn nicht geben kann. Hält er sich selbst aber nicht für richtig, dann scheidet er auch selber aus der Diskussion aus. Ja, er darf sich selbst auch nicht für unrichtig erklären, da dann diese Erklärung dann wieder richtig sein sollte. Ja, es darf in ihm weder Richtigkeit noch Unrichtigkeit geben. Wie immer er sich wendet, so hebt er sich auf, und darf sich auch nicht einmal so oder so wenden. In Fragen der Erkenntnis und der Wissenschaft hätte er konsequenterweise stumm zu sein wie ein Fisch, und er braucht es auch nicht zu sein, da er Konsequenz nicht kennen kann. Daher gibt es für ihn weder ja noch nein und es gibt sie beide wieder. Sinn wird Unsinn, Unsinn wird Sinn, was alles selber Unsinn ist."

Kritizismus. Die Empfindungen, so haben wir gesehen, sind zwar der einzig legitime Ausgangspunkt der Naturforschung. Von ihnen geht alle Kunde aus, die wir von den Dingen der Außenwelt und Innenwelt erhalten. Aber sie allein vermögen keine Erfahrung und keine Wissenschaft zu begründen. Und wenn der Positivismus Aussagen macht, denen er Richtigkeit zuschreibt, so setzt er gegen sein Wissen und gegen seinen Willen bereits logische Grundlagen voraus.

Erfahrung kann somit nicht allein durch Empfindungen vermittelt werden. Sie wird, wie Kant in seinem Kritizismus überzeugend dargetan hat, erst ermöglicht, indem das Denken zu dem Erfahrungsstoff die Form liefert durch die a priori gegebenen Kategorien.

Als Kategorien bezeichnet man die unserem Denken vor aller Erfahrung, a priori eigentümlichen Begriffsformen, die alle Erfahrung überhaupt erst ermöglichen. Solche Kategorien sind die Formen der Anschauung, Raum und Zeit, und die des Denkens, wie Einheit, Allheit, Vielheit, Substanz, Kausalität usw. Selbst wenn man von aller standpunktlich-philosophischen Auffassung absieht, muß anerkannt werden, daß die Kategorien für unser Bewußtsein ohne weiteres evident sind. Ohne weitere Begründung sind wir der Überzeugung, daß ihre Anwendung zu Recht geschieht, ihre Gültigkeit ist uns gewiß. Ob und wie diese Evidenz weiterhin noch psychologisch oder philosophisch verständlich gemacht werden kann, ist für die Erkenntnis und Erfahrung als solche ganz gleichgültig. Nur die logische Geltung der Kategorien steht hier zur Diskussion. Die Kategorien bedingen alle Erfahrung und sind in ihr enthalten. Sie können nicht, wie die landläufige Meinung glaubt, aus der Erfahrung durch Abstraktion abgeleitet werden, sie müssen vielmehr vor aller Erfahrung in unserem Bewußtsein vorhanden sein, um überhaupt erst Erfahrung zu ermöglichen. Schon die einfachste Aussage über einfachste Empfindungs-

inhalte unseres Bewußtseins setzt die logische Geltung kategorialer Prinzipien voraus. Durch Anschlagen einer Saite werde die Empfindung eines Tones von bestimmter mittlerer Höhe (sagen wir c-Normallage) in meinem Bewußtsein hervorgerufen. Schon indem ich die Empfindung dieses Tones feststelle, setze ich eine Reihe von Kategorien voraus. Ich setze voraus, daß ein Etwas mich affiziert hat (Kategorie der Substanz und Kausalität), daß diese Empfindung von anderen Empfindungen derselben Art quantitativ, von wieder anderen Empfindungen qualitativ unterscheidbar ist (Kategorien der Quantität und Qualität) usw. Die Kategorien sind „Gedanken, die gelten, ob sie gedacht werden oder nicht" (B. Bauch).

Außer Raum und Zeit, den Kategorien der Anschauung, sind es vor allem die Kategorien der Substanz oder der Beharrung und der Kausalität, die die Naturerfahrung und Naturerkenntnis konstituieren. „In der Natur ist alles Vorgang, Geschehen." All diesem Geschehen liegt aber kategoriell ein Beharrendes zugrunde, was das philosophische Denken eben als Kategorie der Substanz bezeichnet. Substanz ist dabei nicht identisch mit Materie, vielmehr faßt gerade die heutige Physik dies Beharrende nicht als Masse, sondern als Energie auf, und das Prinzip findet in der Physik seinen Ausdruck als kategoriales Grundgesetz der Erhaltung der Energie. Darin ist allerdings schon das Verhalten beim Wechsel der Energie und damit zugleich die zweite Kategorie enthalten, die Kategorie der Kausalität. Sie setzt den funktionalen Zusammenhang zwischen den Veränderungen, die sich an der Substanz abspielen. Jede Veränderung ist bedingt durch eine vorausgehende Ursache. „Es kann in B nichts anderes vor sich gehen, als was in A angelegt ist." „Jede Verschiebung in A bedeutet zugleich eine Verschiebung in B, ohne daß die erstere der letzteren ohne weiteres gleichzustellen wäre." Auf dieser durchgängigen Abhängigkeit beruht alle Notwendigkeit des Naturgeschehens. Naturwissenschaft strebt danach, die Gesetzesnotwendigkeit zu erkennen, in „allgemeinen Gattungsbegriffen" (Helmholtz) die Naturgesetze als die Bedingung für einzelnes aufzuweisen, das ganze Naturgeschehen letzten Endes auf den absolut notwendigen kausalen Gesetzeszusammenhang zurückzuführen. Dieser notwendige Gesetzeszusammenhang hat funktionalen Charakter.

„Natur ist nichts anderes als der unendliche Komplex von Kausalreihen" (Nic. Hartmann), und der Naturforscher sucht die einzelnen Kausalreihen von der Wirkung auf die vorausgehende Ursache und von dieser immer weiter auf andere Ursachen zurückzuführen und somit die ganze Kausalkette zu analysieren. Die „Ursache" darf hierbei nicht in anthropomorphistischer Weise (wenn sie auch noch so verkappt auftritt) als ein dinglich oder ein energetisch Wirkendes, mag man es nun als Kraft oder sonstwie bezeichnen, hypostasiert werden. Eine solche Auffassung würde mehr behaupten als sich beweisen läßt. Der Begriff Ursache soll nur das besagen, „daß durch das in jedem Zeitpunkt gegebene Verhalten, das sich anschließende Geschehen eindeutig bestimmt ist" (v. Kries), oder wie Plank das mit anderen Worten, aber im gleichen Sinne ausdrückt, daß „ein gesetzlicher Zusammenhang im zeitlichen Ablauf der Ereignisse besteht".

Die einzelnen Kausalreihen, die das wissenschaftliche Denken analysiert, laufen nun aber nicht in der Zeit parallel nebeneinander her. Vielmehr müssen sie alle untereinander ebenfalls als kausal

verknüpft gedacht werden, und „es gibt kein Einzelgeschehen, das nicht näher oder ferner durch alles frühere und gleichzeitige Geschehen bedingt ist". „Naturgegenstand ist eben nichts anderes als ein System von Wirkungen", und das „System" bedeutet „die Einheit des Zusammenwirkens innerhalb des komplizierten, durch mannigfaltige Gesetzmäßigkeiten gleichzeitig bestimmten Geschehens" (Nic. Hartmann). Die Naturgegenstände sind keine festen, statischen Gebilde, sondern nur „relativ konstante dynamische Gebilde", ein System von relativ im Gleichgewicht stehenden, in durchgängiger Wechselwirkung verbundenen Kraftsystemen. Je komplexer ein solcher Naturkörper ist, um so mehr sind in ihm wiederum Systemordnungen niederer Art in wechselseitiger Zusammenwirkung eingeschlossen, und die Außenkräfte der niederen Systeme sind zugleich dann die Innenkräfte der höheren. Dieses Ineinanderstecken verschiedener Systeme und Systemkomplexe ist für das Naturbegreifen von allergrößter Bedeutung.

Das direkte Erkennen der Einzelursachen ist für die Forschung ja in den meisten Fällen unmöglich, und die kausale Forschung ist daher gezwungen, das Geschehen immer zunächst nur auf solche mehr oder minder komplexe Systeme und Systemkomplexe zurückzuführen und die tieferliegenden inneren Systeme indirekt zu erschließen. Die Ermittlung der spezifischen Gesetze der Komplizierung ist für die Naturforschung daher nicht minder bedeutungsvoll als die Erforschung der letzten elementaren Bedingtheiten. Die idiographischen Naturwissenschaften, d. h. jene Naturwissenschaften, die sich wie Chemie, Kristallographie, Mineralogie, Biologie mit den besonderen individualisierten Naturkörpern befassen (s. S. 4) haben vor allem die Aufgabe, die spezifischen Gesetze der Komplizierung zu erforschen und zu erkennen. Die Gesetze der Kristallographie, Mineralogie, Petrographie, Geologie und Biologie sind daher nicht einfach physikalisch-chemische Gesetze (die natürlich unbedingt in ihnen ihre Geltung besitzen und sie konstituieren), sondern spezifische Gesetze der Komplizierung, sei es analysierter (physikalisch-chemischer) oder unanalysierter, in sich noch komplexer, aber einfacherer Systeme. Aber auch in der Physik, die als reine Gesetzeswissenschaft allen idiographischen zugrunde liegt und sie bedingt, spielen neben den allgemeinen Gesetzen auch die spezifischen Gesetze der Komplizierung eine Rolle.

Die totale Erkenntnis der gesamten kausalen Zusammenhänge eines Systems ist selbstverständlich für die Wissenschaft praktisch nicht möglich. Bei dem durchgehenden Kausalnexus, der jedes Glied mit der ganzen Natur verbindet, hieße das ja die Gesamtnatur verstehen. Und so wird die kausale Erkenntnis bei keinem System, auf keinem Felde je zu Ende kommen. Es wird immer ein unerkannter Rest auch von dem Erkennbaren bleiben. Aber die Möglichkeit einer totalen Erkenntnis des rationalen Teils des Seins, die Voraussetzung eines totalen „Alles" umfassenden Kausalzusammenhanges, die Voraussetzung der „Begreiflichkeit der Natur" (Helmholtz) ist eben die Voraussetzung der Naturforschung überhaupt, und die Aufdeckung des totalen „kausalen" Gesetzeszusammenhanges ist das unerreichbare Ziel, dem sie nachstrebt, es ist ihre nie erreichbare, unendliche Aufgabe.

Die Forschung wäre aber gar nicht imstande, diesen durchgehenden Kausalnexus auch nur teilweise aufzudecken und immer weiter aufzulösen, wenn nicht das Denken mit Hilfe des Begriffs vorläufige hypothetische Vorwegnahme der Zusammenhänge, Abbreviaturen der

Erkenntnis aufstellen würde, die dann Ansatzpunkte liefern zu weiterem Eindringen in das verschlungene Gewirr der Einzelursachen. Die Lücken in der Kausalerkenntnis hindern nicht die Erkenntnis des übergreifenden Zusammenhanges, vielmehr wird umgekehrt diese Einheit zunächst vorweggenommen durch den wissenschaftlichen Begriff, und erst mit seiner Hilfe ist es der Forschung möglich, in die lückenhaften und dunklen Kausalzusammenhänge tiefer einzudringen. Dazu bedient sie sich zweier Methoden, der generalisierenden oder allgemeinen Induktion und der exakten Induktion oder eigentlichen induktiven Methode, deren Wesen und Bedeutung für die Naturwissenschaft, speziell die Biologie, schon in der Einleitung ausführlich auseinandergesetzt wurde (s. S. 6).

Diese beiden Methoden sind die einzigen, die Naturerkenntnis vermitteln. Bei beiden Methoden spielt, wie früher bereits ausgeführt, die generalisierende Hypothese eine wichtige Rolle und beide enthalten in entscheidenden Punkten des Urteilgefüges deduktive Momente. Beide aber sind in gleicher Weise logisch gegründet auf die Kategorie der Kausalität im weitesten Sinne, als der Kategorie, die den funktionalen Zusammenhang der Erscheinungen herstellt und bedingt.

C. Zweckmäßigkeit.

In den speziellen Kapiteln dieses Buches war fast nie vom „Zweck" der verschiedenen Organe die Rede und in den vorstehenden erkenntnistheoretischen Erörterungen fehlte der Begriff „Zweckmäßigkeit" vollständig. Im Gegensatz hierzu ist in sehr vielen, ja den meisten biologischen Büchern und Abhandlungen bewußt oder unbewußt fortgesetzt von „Zweckmäßigkeit", von dem „Zweck" von Organen und Funktionen die Rede, und viele theoretische Biologen und Philosophen betrachten die „Zweckmäßigkeit" als wesentliches Element der Biologie als Wissenschaft, also als eine notwendige, der Kausalität gleichwertige und in gleicher Weise grundlegende Kategorie.

Daß auch im Organischen die durch die Physik ermittelten Gesetzmäßigkeiten genau so gelten wie im Anorganischen, darüber herrscht heute wohl nirgends mehr Meinungsverschiedenheit. Der Streit dreht sich nur darum, ob diese physikalisch-chemische, oder, wie man gewöhnlich in nicht sehr glücklicher Formulierung sagt, mechanistische, allein auf Kausalität gegründete Gesetzmäßigkeit für die Erklärung der Lebensvorgänge im weitesten Sinne genügt oder ob hier noch ein anderes Prinzip, das Prinzip der Zweckmäßigkeit oder des Ganzen, hinzukommen muß. Die organischen Körper nämlich erscheinen uns so beschaffen, als ob die Einzelteile nur zum Zwecke des Ganzen eingerichtet sind. Alles erscheint nur zur Erhaltung des Lebens, zur Erhaltung des Ganzen, also zweckmäßig eingerichtet. Und so stehen viele Philosophen und Forscher auch heute noch auf dem Standpunkt, daß für die Erkenntnis der Organismen und des organischen Geschehens die Kausalgesetze nicht ausreichen, sondern daß hier wie bei einer Maschine das Ziel oder Telos, der Zweck des Ganzen mitbestimmend sei für die Ausbildung, die Entstehung der einzelnen Glieder.

Diese Zweckmäßigkeit, diese Ganzheitsbeziehung steht jedoch nicht im Gegensatz zur Kausalität, und die Erkenntnis der organischen Systeme bedarf keiner anderen Methoden und Kategorien wie die der anorganischen. Organismen sind komplexe Systeme, die gerade durch

das spezifische Zusammenwirken der einzelnen Kausalreihen, durch die Wechselwirkung aller Teilwirkungen ihren Charakter erhalten. Die Systemwirkungen in den Organismen sind „Zweckmäßigkeitsbeziehungen". „Er (d. h. der Organismus) selbst ist als ihre Systemeinheit ein Zweckmäßigkeitssystem." Die Systembedingungen sind erhaltungsgemäß. Das ist aber keineswegs eine Eigentümlichkeit der biologischen Systeme allein. Vielmehr gilt das gleiche für alle Naturobjekte der ideographischen Naturwissenschaften. Die Mineralien, die Kristalle, die chemischen Verbindungen und Elemente, alle diese Systeme sind von prinzipiell gleichem Charakter. Nur ist die wechselseitige Verknüpfung der einzelnen Kausalreihen einfacher, durchsichtiger, leichter analysierbar. Auch hier kann kein Glied aus dem Ganzen entfernt werden, ohne die spezifische Eigenschaft und Struktur der betreffenden Systeme zu zerstören. Zweckmäßig ist in diesem Falle identisch mit erhaltungsgemäß.

Man hat gegen diese Auffassung ins Feld geführt, daß bei organischen Systemen das Ganze nur die Summe seiner Teile darstellt, während die Summe der Teile noch keinen Organismus ergebe. Doch verfehlt auch dieser Einwand sein Ziel. Auch im Anorganischen gibt es in weiter Verbreitung Systeme, die nicht einfach die Summe der Teile darstellen und Ganzheitscharakter tragen, die erst durch die spezifische Gesetzmäßigkeit des Zusammenwirkens der Glieder ihre Besonderheit erlangen. W. Köhler hat in seinem Buche „Physische Gestalten" eine große Anzahl derartiger anorganischer Systeme zusammengestellt, die Ganzheitscharakter tragen, nicht summenhaft sind, „deren charakteristische Eigenschaften und Wirkungen ihrer sogenannten Teile nicht zusammensetzbar sind". Solche Systeme nennt W. Köhler nach einem Begriff der Psychologie „Gestalten". Die anorganischen „Gestalten" sind zwar durch und durch kausal bestimmt, also mechanistisch determiniert. Aber trotz des durchgehenden Mechanismus enthalten alle Systeme in mehr oder minder starkem Grade, in der scheinbaren Zufälligkeit des spezifischen, an sich gesetzmäßigen Zusammenwirkens Momente, Wesenszüge, die irrational sind, die mit den Kategorien des Denkens nicht erfaßt werden können . Da aber andererseits die einzelnen Kausalreihen und die intersystematischen Beziehungen einfacher und leichter zu durchschauen sind, so erkennt das Denken die Möglichkeit der kausalen Aufklärung ohne weiteres an und die Erkenntnis gibt sich mit der kausalen Aufdeckung der Zusammenhänge zufrieden und vernachlässigt den irrationalen Rest, obgleich auch hier das rationale Denken durchaus nicht den ganzen Gegenstand zu erfassen vermag.

So ist die moderne Atomphysik auf dem besten Wege, das erstaunlich komplexe Geschehen, als das sich die einzelnen Atome der neueren Forschung enthüllen, die merkwürdigen mikrokosmischen Planetensysteme rein kausal, rein mechanistisch (das heißt aber nicht mechanisch) zu verstehen. Und doch wird auch hier dem forschenden Menschengeist nicht nur nicht ein unerkannter, aber erkennbarer Rest als ewige Aufgabe bleiben, sondern es wird dem Denken stets auch ein unerkennbarer, jenseits aller Erkenntnis stehender irrationaler Teil an den Atomen zurückbleiben.

Jeder Gegenstand, selbst jede einfache chemische Verbindung, zeigt solche irrationalen Wesenszüge. Wenn Wasserstoff und Sauerstoff in bestimmten Verhältnissen zusammentreten, so bildet sich in gesetzmäßiger (kausaler) Weise Wasser. Die funktionalen Zusammenhänge

bei diesem Vorgang lassen sich quantitativ völlig verstehen. Und doch sind die Eigenschaften des neu entstandenen chemischen Körpers nicht aus der Summe der Eigenschaften seiner Komponenten verständlich. Das aus der Verbindung der Teile hervorgegangene höhere System zeigt völlig neue Eigenschaften, die uns ebenso rätselhaft, irrational bleiben, wie die seiner Komponenten. Auch hier wäre es zwar denkbar, daß es einer künftigen Chemie gelingen könnte, die „Eigenschaften" von Verbindungen, auch noch unbekannter, aus der Kenntnis ihrer Teile zu bestimmen und vorherzusagen. Derartige, einer kausalen Analyse zugänglichen „Eigenschaften" dürfen aber nicht mit den irrationalen, der Erkenntnis unzugänglichen, qualitativen Wesenszügen und der metaphysischen Irrationalität des Gegenstandes verwechselt werden.

Und so ist es mit allen besonderen Naturkörpern. Das Besondere, spezifisch Qualitative, das eigentlich Irrationale erfaßt die Naturwissenschaft mit den ihr zur Verfügung stehenden Erkenntnismitteln auch im Anorganischen nicht; es interessiert sie aber auch nicht. Sie ist völlig damit zufrieden, den rationalisierbaren Teil zu erkennen und die kausalen Beziehungen quantitativ festzulegen, so daß sie das Irrationale meist völlig übersieht und vernachlässigt. Und von ihrem Standpunkt darf, ja muß sie das auch tun. Die Naturerkenntnis wäre voll befriedigt, wenn der rationalisierbare Teil der Erscheinungen kausal in seiner ganzen Wechselwirkung aufgedeckt wäre. Der irrationale Rest des Seins liegt außerhalb der Sphäre der Naturwissenschaft. Das drückt sich auch in den Worten von R. Mayer mit größter Deutlichkeit aus, wenn er sagt: „Was Kraft, was Wärme ist, brauchen wir nicht zu wissen, aber das müssen wir wissen, wie man die Kraft oder Arbeit und die Wärme nach unabänderlichen Einheiten zählt, und daß und welche Größenbeziehung zwischen dem Meterkilogramm und der Wärme stattfindet." Der Naturforscher braucht sich um den irrationalen Teil nicht weiter zu kümmern, der Erkenntnis- und Wissenschaftstheoretiker darf jedoch an ihm nicht vorübergehen und erst recht nicht der Metaphysiker.

Wenn wir somit die „Systeme" der anorganischen idiographischen Naturwissenschaften in dieser Hinsicht als völlig übereinstimmend betrachten können mit den Organismen, wenn für sie der Begriff des Zweckmäßigen, des Erhaltungsmäßigen, der Ganzheit ebenso gilt, so läßt sich doch ein Punkt aufzeigen, in dem sich organische von den anorganischen Systemen rein empirisch unterscheiden. Während nämlich die anorganischen in einzelne Teile, in Systemgebilde niederer Ordnung vollkommen zerlegt werden können und jederzeit sich wieder aus diesen aufbauen lassen, tritt uns bei den Lebewesen die bemerkenswerte Tatsache entgegen, daß hier das System wenigstens in einem Teile sich immer erhält. Das Leben geht trotz aller Prozeßhaftigkeit und Vergänglichkeit, durch die es charakterisiert ist, kontinuierlich weiter. Lebende Systeme entstehen nur aus Lebenssystemen ähnlicher oder gleicher Art. Die Lebewesen sind historische Wesen. Die Eigentümlichkeiten ihres Baues und ihrer Funktion sind nicht nur durch die Gesetzmäßigkeiten, denen sie in der Gegenwart unterworfen sind, bedingt, sondern auch durch ihren stammesgeschichtlichen Werdegang. Doch steht der reinen kausalen Auflösbarkeit auch dieser Erscheinungen logisch durchaus nichts im Wege, wenn wir auch die Gesetzmäßigkeiten, die ihnen zugrunde liegen, bei weitem noch nicht kennen, ja kaum ahnen. Die Naturforschung könnte, wenig-

stens im Prinzip, den durchgehenden kausalen Zusammenhang auch dieser biologischen Phänomene erschließen, wenn sie auch dieses Ziel wahrscheinlich nie ganz erreichen wird. Ist doch ein Gebirge in demselben Sinn ein historisches Wesen wie ein Lebewesen; wir können seinen Aufbau gleichfalls nicht nur aus der Kenntnis der Bedingungen, unter denen es gegenwärtig steht, „begreifen", sondern dazu müssen wir auch seine Geschichte kennen. Bestimmt nicht erfassen kann sie den irrationalen Rest, der auch nach Erkennung des rationalisierbaren Teils an den Lebewesen bestehen bleibt, dann aber auch hier vom naturwissenschaftlichen Standpunkt aus nicht mehr interessieren würde.

Als Hauptbeweis für eine Eigengesetzlichkeit des Zweckmäßigen und gegen die Unmöglichkeit seiner Zurückführung auf rein kausales Geschehen sehen die Teleologen die zweckmäßigen Anpassungen der Organismen in weitgehendstem Sinne an: die zweckmäßigen oder zwecktätigen Handlungen einschließlich Reflexe und die mehr passiven Anpassungserscheinungen, wie Schutzfärbung und die oft so komplizierten wechselseitigen Beziehungen zwischen Wirt und Parasit, endlich auch die Erscheinungen der Regulation und Regeneration. In der Tat tritt an diesen Erscheinungen die Zweckmäßigkeit am sichtbarsten zutage, weil man die Zwecke unmittelbar sieht. Diese Erscheinungen sind unmittelbar auf das dem Individuum Zweckdienliche eingestellt. Und doch erklärt auch hier die Zweckmäßigkeit ebensowenig wie im übrigen organischen Geschehen.

Die Annahme eines zwecktätigen Prinzips könnte nur dann diese Vorgänge erklären, wenn seine Existenz einwandfrei feststünde. Statt dessen ist die übliche Schlußfolgerung umgekehrt, d. h. es wird aus dem Umstand, daß diese Vorgänge noch nicht erklärt sind, auf die Existenz eines zweckmäßigen Prinzips geschlossen. So ist aber das Zweckmäßige in keiner Weise imstande, irgendeine Erklärung dieses Geschehens zu geben. Es sind alles nur Überbleibsel der alten teleologischen Naturansicht von Aristoteles, die selbst eine Reminiszenz der anthropomorphischen Denkweise des naiven Menschen ist, der die Natur mit Nymphen und Dryaden bevölkerte. Die zwecktätige Vernunft im Sinne von Aristoteles ist durch die von Galilei inaugurierte kausale Forschung im Reich des Anorganischen endgültig beseitigt; nur hier im Reich des Organischen fristet sie noch ein epigonenhaftes Leben. Wenn wir uns auf die erkenntnistheoretischen und methodologischen Grundlagen der Naturwissenschaften besinnen, dann läßt sich aber in überzeugender Weise zeigen, daß mit anderen Methoden als mit der der generalisierenden und exakten Induktion (also ohne die Kategorie der Kausalität) sich überhaupt keine Erkenntnis und somit auch keine Wissenschaft von der Natur gewinnen läßt. Es gibt hier nur gesetzmäßige oder kausale Erkenntnis im weitesten Sinn und kann nur sie geben. Die Aufzeigung einer Zweckmäßigkeit zeigt immer nur ein Problem an, gibt aber noch keine Problemlösung. Die Zweckmäßigkeit erklärt nicht, sie bedarf der Erklärung.

Wir haben bei der Besprechung der Reflexe Beispiele dafür kennen gelernt, daß sich komplizierte, zwecktätig erscheinende Handlungen in Einzelreflexe zerlegen lassen, die zwar auch an sich vielfach durchaus rätselhaft und unaufgeklärt sind, deren jeder einzelne aber für sich durchaus nicht als geschlossene, zwecktätige Handlung aufgefaßt resp. bewertet werden kann.

Die ganze psychologisch-teleologische Betrachtungsweise ist eben

nur die Schilderung der betreffenden Vorgänge in einer anderen Sprache, einer Sprache, die zwar als Ausgangspunkt und Hilfsmittel der biologischen Forschung ihre volle Berechtigung hat, die aber in weiterem Verfolg der Kausalforschung eliminiert werden muß und eliminiert wird. Sie ist ein Fremdkörper in der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. In der Physik ist das für alle ohne weiteres einleuchtend. Hier sind die Zweckbegriffe zum größten Teil bereits eliminiert. Und doch finden sich solche auch in der modernsten Physik (z. B. im sogenannten „Prinzip der schnellsten Ankunft" in der Optik, und den sogenannten „virtuellen Bewegungen"). Sie sind vorderhand auch hier noch unentbehrlich, ohne daß jemand auf den Gedanken käme, diesen „Zweckbegriffen" irgendwelche konstitutive Bedeutung zuzuschreiben, sie dienen hier nur für kurze provisorische Bezeichnungen noch nicht genügend scharf formulierbarer kausaler Zusammenhänge.

Trotzdem so der in der Naturwissenschaft als Fremdling zu betrachtende Zweckbegriff als konstitutives Glied aus der Naturforschung eliminiert werden muß, kommt ihm doch gerade im Reiche des Organischen in anderer Hinsicht eine nicht gering einzuschätzende Bedeutung zu. Kant war es, der auch hier als erster entscheidende Gesichtspunkte zur richtigen Klarlegung des Teleologiegedankens für die Naturwissenschaften, speziell für die Biologie gebracht hat. „Ein Ding seiner inneren Form halber als Naturzweck beurteilen, ist etwas ganz anderes, als die Existenz dieses Dinges für Naturzweck halten". Mit diesem Satz kündet Kant eine neue Lösung an. Die Existenz der Dinge als Naturzweck anzusprechen, wie das Aristoteles getan hat und heute teleologisierende Biologen noch tun, das geht, wie Kant schon gezeigt hat, nicht an. Dagegen gibt uns die Beurteilung eines Dinges als Naturzweck ein methodologisch wertvolles Prinzip an die Hand, um überhaupt der kausalen Forschung auf diesen komplexen, dunklen Gebieten Anhaltspunkte zum Eindringen in die Probleme zu geben. Überall dort, wo Zweckmäßigkeit, wo Ganzheitsbeziehungen im Organischen uns entgegentreten, liegen ungelöste Probleme des biologischen Geschehens vor und die Aufweisung der Ganzheitsbeziehungen, der Zweckmäßigkeit ermöglicht erst die kausale Verknüpfung von Teilen mit dem Ganzen. Denn überall dort, wo man einen Lebensvorgang, einer Lebenserscheinung einen Zweck derselben für den Organismus aufzeigt, erweist man zugleich diesen Vorgang als die Ursache des angenommenen Zweckes. Daher hebt die Zweckbeurteilung in diesem Sinne nicht die Kausalforschung auf, sie ermöglicht vielmehr ihr weiteres Fortschreiten.

Wir haben schon besprochen, daß die Erkenntnis und Erfahrung einen Gegenstand niemals erschöpft, daß immer ein unbekanntes X, ein Problemrest als weitere Aufgabe der Wissenschaft übrigbleibt. Erkenntnis ist Fortschreiten (Progreß), „ewige Aufgabe". „In diesem Sinne ist der Erfahrungsgegenstand in seiner Ganzheit niemals ‚gegeben', sondern bloß der Wissenschaft als ihr Problem, ‚aufgegeben'" (Nic. Hartmann). Indem nun aber die Erkenntnis den Gegenstand in seiner Ganzheit antizipiert, weist sie der Forschung die weitere Richtung. Sie wird (und damit wird der Zweck, der Ganzheitsbegriff) zur methodischen Regel für das weitere Fortschreiten der Erkenntnis, er wird mit Kant zum regulativen Prinzip für die Forschung. Wohl geht die Forschung darauf aus, die konstitutiven Bedingungen, die besonderen Gesetze zu ermitteln, die dem biologischen Gegenstand zugrunde liegen.

Aber gerade diese konstitutiven Bedingungen fehlen in ihrer Totalität, ja — es sind nur ganz wenige zunächst bekannt. Und hier bietet uns der Zweckbegriff als regulatives Prinzip den nötigen Anhaltspunkt zur Ermittlung weiterer konstitutiver Bedingungen.

Die Zweckmäßigkeit oder Erhaltungsmäßigkeit ist ein wesentliches Charakteristikum des Lebens. Daher müssen auch die gesuchten besonderen Gesetze diesen Zweckmäßigkeitscharakter tragen, d. h. ihr bestimmter konstitutiver Wert kann auch nur darin beruhen, daß sie die Erhaltung des Lebens bewirken. Damit aber haben wir ein Kennzeichen, nach welchem wir sie suchen können. „Jene Gesetze müssen notwendig so beschaffen sein, als ob gleichsam ein Verstand — wenngleich nicht der unserige — sie zum Zweck der Erhaltung des Lebens gegeben hätte" (Kant). Die Zweckbetrachtung dient uns somit als heuristisches Prinzip.

Dieses Prinzip wendet die biologische Forschung auf Schritt und Tritt, bewußt oder unbewußt bei ihrer Arbeit an. Sie fragt immer zuerst nach dem Zweck, nach der Bedeutung eines Organs, einer Funktion für das ganze Lebewesen oder für einen bestimmten Teilvorgang. Hat sie aber eine solche Zweckbeziehung erkannt, dann hat sie zugleich die betreffende Organfunktion als kausales Moment zur Erreichung dieses „Zweckes" nachgewiesen. Hier zeigt sich mit aller Deutlichkeit, wie die Frage nach der „relativen Zweckmäßigkeit" den Zweckbegriff auflöst, ihn durch kausale Momente ersetzt.

Aus der biologischen Literatur ließen sich Dutzende von Beispielen anführen, bei denen diese Auflösung der Zweckbegriffe durch die objektive oder hypothetische Beantwortung einer Zweckfrage zwar schon tatsächlich durchgeführt ist, das richtige kausale Verhältnis aber sprachlich durch Beibehaltung der Zweckbegriffe noch verwischt erscheint (z. B. die Amphimixis als Befruchtungshypothese statt Vererbungshypothese s. S. 494). Ein in Frage stehender Vorgang oder ein Organ wird als bedingendes Glied eines anderen übergeordneten Vorganges oder Organs, resp. des Gesamtorganismus erkannt und nun fälschlicherweise der erste Vorgang durch mehr oder minder verdeckte Zweckbegriffe als erklärt angenommen. Die betreffenden Autoren haben das richtige Gefühl, daß sie durch die Aufzeigung eines solchen Zusammenhanges die Erkenntnis gefördert haben, eine wirkliche Erklärung angebahnt haben, sie beziehen nur fälschlicherweise ihre Erklärung auf das zeitlich Vorausgehende statt auf das Folgende, auf das untergeordnete, an sich noch ganz unerklärte, problematische Innenglied des funktionalen Zusammenhanges statt auf das durch das unbekannte Innenglied nun erklärte, übergeordnete Außenglied. So kommt es, daß in der biologischen Literatur unnötigerweise von den meist nicht erkenntnistheoretisch geschulten Biologen in großer Anzahl Zweckbegriffe mitgeschleppt werden, die schon längst durch die Forschung selbst in kausale Zusammenhänge aufgelöst sind. Aus der exakten Naturforschung sind die teleologischen Begriffe, die vor Galilei auch hier vollkommen das Feld beherrscht hatten (man denke an die Lex continui, den Horror vacui usw.) — heute fast vollkommen verschwunden, und nur selten macht die exakte physikalische Forschung auch heute noch — wenn auch in versteckter Weise von teleologischen Begriffen heuristischen Gebrauch. Die biologische Forschung kann sie infolge ihrer unendlich komplizierten Untersuchungsobjekte heute noch nicht entbehren. Doch ist auch hier nicht nur die Physiologie im engeren

Sinne, für die das schon seit langem gilt, sondern auch die moderne Entwicklungsmechanik und Vererbungslehre sowie die Reizphysiologie in planmäßiger exakter Forschung auf dem Wege, den die Physik schon seit Jahrhunderten eingeschlagen hat, auf dem Wege der fortschreitenden Ersetzung teleologischer Antizipationen durch exakte Kausalbegriffe, wobei das teleologische Prinzip den Gang dieser Ersetzung selbst wiederum annähernd verausbestimmbar macht.

D. Mechanismus — Vitalismus.

Unsere bisherigen Erörterungen haben uns gezeigt, daß die Zweckmäßigkeit kein konstitutives Prinzip für die biologischen Wissenschaften darstellt. Sie ist nur ein regulatives heuristisches Prinzip, welches im weiteren Fortschritt zur Erkenntnis von Kausalzusammenhängen führt. Kausalität ist mithin auch im Organischen ebenso wie in der Physik und Chemie die einzige Erkenntnis bedingende Kategorie. All jenen vitalistischen Bestrebungen der älteren und neueren Zeit, die Zweckmäßigkeit irgendwelcher Art direkt als konstituierendes Glied wieder in die Kette der Kausalreihen einfügen wollen, die also die Lücken unserer Erkenntnis nur durch die Annahme eines zweckmäßigen und zwecktätigen Agens glauben ausfüllen zu können, ist durch die bisherigen Erörterungen ohne weiteres der Boden entzogen. Mit dieser Art des Vitalismus (in der Jetztzeit ist er meist durch die Psychovitalisten vertreten) brauchen wir uns daher hier nicht weiter auseinanderzusetzen, zumal die bedeutendste und logisch am konsequentesten durchgeführte vitalistische Lehre der Gegenwart, der Vitalismus von Hans Driesch, von sich aus schon die Unhaltbarkeit dieser Art von Vitalismus aufgezeigt hat.

Mit dem Vitalismus von Driesch, als dem einzig ernst zu nehmenden Vitalismus der neueren Biologie, müssen wir uns jedoch noch eingehender befassen. Er vermeidet die beiden Fehler der übrigen vitalistischen Bestrebungen, indem er einmal logischerweise jedes Eingreifen irgendwelcher vitaler Faktoren in den Mechanismus der Kausalität selbst ausschaltet und andererseits der mechanischen Forschung die weitgehendste Betätigung offen läßt. Driesch verwendet an Stelle des Zweckbegriffes den Begriff der „Ganzheit“ und stellt im Organischen zwei mögliche Typen des Werdens auf. Der Mechanist kann nur mit einem dieser Typen operieren, der Vitalist mit beiden. „Einzelheitsfolge-Verknüpfung“ nennt er die ‚Kausalität“ des mechanistischen Werdens, bei dem es möglich ist, alle Einzelheiten einer räumlichen Veränderung stückweise auf die Einzelheiten eines anderen Wertes im Raum zu beziehen. Von „Ganzheits- oder Einheitsfolge-Verknüpfung“ spricht er, wenn bei einer Veränderung eine solche Vermehrung des Mannigfaltigkeitsgrades stattfindet, daß eine stückweise Beziehung der räumlichen Einzelheiten der Wirkung auf räumliche Einzelheiten der Ursache nicht „möglich“, daß also nicht-räumliche Wertebestimmer vorausgesetzt werden können. Die Sondergesetzlichkeit des Lebens besteht nach Driesch darin, daß die nicht-räumlichen Wertebestimmer, die er mit dem aristotelischen Ausdruck Entelechien bezeichnet, das materielle Geschehen ohne Verletzung der beiden energetischen Hauptsätze so regeln, daß die Vergänge nicht beliebig, sondern ganzheitsherstellend oder -erhaltend verlaufen.

Mit dieser logischen Rechtfertigung der Möglichkeit des Vitalismus ist seine Notwendigkeit natürlich nicht nachgewiesen. Gegen eine solche Formulierung des Vitalismus, der die kausale Forschung in keiner Weise hindert und nur für das auch von uns anerkannte und hervorgehobene, stets vorhandene unbekannte X einen Naturfaktor, die Entelechie, einsetzt, wäre an sich nichts einzuwenden. Aber Driesch behauptet mehr. Er behauptet nicht nur, daß nicht-räumliche Wertbestimmer vorausgesetzt werden können, sondern daß sie vorausgesetzt werden müssen, und sucht an der Hand bestimmter biologischer Erscheinungen den empirischen Nachweis zu liefern, daß der Mechanismus für ihre Erklärung grundsätzlich versage. Er glaubt so direkt drei Beweise für die „Autonomie" des Lebens, für vitales Geschehen beigebracht zu haben. Diese Beweise sind jedoch keine Beweise, wie sich nicht allzu schwer in jedem einzelnen Falle nachweisen läßt.

Den ersten Beweis gründet Driesch auf die Analyse der Differenzierung „harmonisch äquipotentieller Systeme".

Als solche bezeichnet er biologische Systeme (z. B. Entwicklungsstadien von Seeigeln), deren Teilen, solange sie im Verband des Ganzen stehen, eine bestimmte verschiedene prospektive Bedeutung (s. S. 578) zukommt, die aber, voneinander isoliert, die gleiche (weitere) prospektive Potenz manifestieren (s. S. 578).

Es fragt sich nun, wie die Differenzierung, also die nach den drei Richtungen des Raumes typische Formenmannigfaltigkeit trotz der Äquipotentialität zustande kommen kann. Da alle biologischen Analysen der inneren und äußeren Bedingungen der Entwicklung solcher Keime zur Erklärung der ganzen Mannigfaltigkeit nicht ausreichen und da nach Driesch auch eine chemische Theorie der Formbildung unmöglich sei, meint er, die Differenzierung wäre nur verständlich durch Voraussetzung einer nach den drei Richtungen des Raumes spezifisch gebauten Maschine. Einer solchen Maschine widerspräche aber die Formregulation der Teile. „Denn eine Maschine, welche nach den drei Hauptrichtungen des Raumes typisch verschieden ausgebildet ist, kann nicht dieselbe bleiben, wenn man ihr Teile nimmt oder wenn man ihre Teile verlagert." „Daher kann keine Art von Maschine irgendwelcher Form und kann überhaupt keine Art von Kausalität, welche auf räumliche Konstellation begründet ist, die Grundlage der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme sein." Das Leben muß daher eigenen Gesetzen unterworfen sein; die Lebensvorgänge sind autonom, vitale Faktoren beherrschen es.

Hierzu ist folgendes zu bemerken: der ganze Keim kann überhaupt nicht mit einer Maschine verglichen werden, aber eine solche Annahme zeigt durchaus nicht die einzige Möglichkeit an, nach der sich Formmannigfaltigkeit mechanistisch, d. h. physikalisch-chemisch, erklären läßt. Die Voraussetzungen zu einem solchen Vergleich sind in den biologischen Phänomenen gar nicht gegeben. Bei aller dreidimensionalen Differenzierung kann nicht der ganze Organismus eine geschlossene Maschinenstruktur besitzen. Darin hat Driesch unbedingt recht. Aber ein harmonisch-äquipotentielles System ist eben trotz seiner dreidimensionalen Differenzierung nur möglich, weil potentiell jede Zelle den ganzen physikalisch-chemischen Mechanismus, der seine Differenzierung ermöglicht, enthält; und dies übersieht Driesch. Ein solcher Mechanismus kann natürlich nur kolloid-chemischer Natur sein und sich nicht als feste Konstruktion durch den ganzen Keim (die ganze Zelle) er-

strecken. Unter dieser Voraussetzung kann man sich sehr gut Möglichkeiten ersinnen, auf deren Grund solche kolloidale Systeme sich teilen, durch verschiedene In- und Umweltsfaktoren verschiedene Differenzierungen zunächst innerhalb der Zelle erlangen, bei weiteren Teilungen immer mehr Ungleichheiten entstehen lassen, die wiederum als Faktoren für Differenzierungen auftreten usw. Eine chemische oder richtiger kolloid-chemische Theorie der Entwicklung, die den geforderten Bedingungen entspräche, wäre also, das muß im Gegensatz zu Driesch mit aller Schärfe betont werden, durchaus denkbar und möglich. Allerdings darf eine solche chemische Theorie nicht den primitiven, fast möchte man sagen, naiven Charakter aufweisen, wie Driesch ihn als die einzig mögliche chemische Theorie gezeichnet hat. Es hat aber keinen Sinn, heute diese Möglichkeiten im einzelnen physikalisch-chemisch auszumalen, da wir über die Grundlagen eines kolloid-mechanistischen Zellsystem, als das allein die Zelle aufgefaßt werden darf, nämlich über die Gesetzmäßigkeiten, die den Aufbau, die Feinstruktur kolloidaler Substanzen bedingen und die das Verhalten verschiedener Kolloide zueinander beherrschen, so gut wie nichts wissen. Solche Bilder hätten somit nicht einmal als Arbeitshypothese eine Bedeutung. Wir brauchen aber auch nicht einen solchen Mechanismus im einzelnen nachzuweisen. Nur die Denkmöglichkeit, nicht die Aufklärung und der wirkliche Nachweis eines solchen Mechanismus steht hier in Frage. Wir sind mit Driesch einer Meinung, daß die heutigen physikalisch-chemischen Wissenschaften nicht die Mittel besitzen, eine Erklärung des biologischen Entwicklungsgeschehens hypothetisch geben zu können. Diese Anerkennung der Lücken unserer Erkenntnisse schließt aber nicht ein, daß sie prinzipiell nicht ausgefüllt werden können. Der erste Beweis für die Autonomie des Lebens ist eben kein Beweis, sondern eine Behauptung, die durch die weitere Forschung sehr wohl widerlegt werden kann.

In noch auffallenderer Weise ist das bei dem zweiten Beweise von Driesch der Fall, den er aus den Erscheinungen der Vererbung und der Eibildung ableitet. Alle Elemente des Eierstockes sind der Potenz nach gleich, da jedes Ei einen vollständigen Organismus aus sich hervorgehen lassen kann. Driesch meint, daß die Entwicklung eines Organismus nur dann restlos physikalisch-chemisch erklärt werden könne, wenn eine komplizierte dreidimensionale Maschine im Ei vorhanden wäre, die den Organismus fabrizierte. Da nun aber alle Elemente des Eierstockes durch Teilung aus einer Urgeschlechtszelle hervorgehen, so könne in den Eiern keine komplizierte dreidimensionale Maschinerie vorhanden sein; denn eine solche könne sich nicht unzählige Male teilen und dabei ganz bleiben. Also auch hier Autonomie des Lebens, vitalistisches Geschehen.

Die moderne experimentelle und cytologische Vererbungslehre hat aber den Mechanismus (nicht die dreidimensionale Maschinerie), der die gleiche Verteilung der Potenzen bei der Teilung der Urgeschlechtszellen usw. bewirkt, in der Chromosomenteilung nachgewiesen (siehe S. 535 u. f.).

Der Vitalismus könnte nun einwenden, daß dadurch das vitalistische Geschehen nicht ausgeschaltet, sondern nur von der Zelle auf die Chromosomen zurückverlegt sei. Bei diesen trete aber dasselbe unbegreifliche Problem, die Selbstteilung der Systeme, zutage, die mechanistisch nicht zu erklären sei. Daß die Selbstteilung derartiger Systeme

jedoch durchaus keine vitalistische Annahme nötig macht, zeigen die Erscheinungen der Selbstteilungen flüssiger Kristalle und die Regulationen fester Kristalle. Somit kann auch der zweite Beweis von Driesch direkt durch die neuere empirische Forschung selbst als widerlegt gelten.

Auf den dritten Beweis von Driesch, den er auf die tierischen Handlungen gründet, brauchen wir in diesem Zusammenhange nicht einzugehen, weil wir schon an anderer Stelle die Möglichkeit der kausalen Aufklärung auch der Handlungen hervorgehoben haben. Nur noch einige grundsätzliche Bemerkungen seien zum Schluß angefügt. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß die prinzipielle Voraussetzung, auf die die Drieschschen Beweise aufgebaut sind, falsch ist. Die ganzen Beweise von Driesch richten sich nämlich dagegen, daß die Organismen keine Maschinen seien; er bekämpft die „Maschinentheorie" des Lebens. Er übersieht aber vollkommen den Unterschied zwischen einer starren Maschine und einem Mechanismus, der aus sich heraus auch nach Verlust eines Teiles sehr wohl wieder einen Mechanismus derselben geschlossenen Art darstellen kann. Denn nicht nur ein Organismus kann nach Verlust eines Teiles wieder zu einem typischen Ganzen werden, sondern auch anorganische Systeme. So regenerieren auch Kristalle nach Verlust von Teilen, und ein Planetensystem bleibt nach Absprengung eines Teiles ebenso ein geschlossener Mechanismus derselben typischen Art, wie ein Atom nach Ablösung eines α-Teilchens. Mechanismen, die im Sinne von Wolfgang Koehler Gestalten sind, zeigen eben Ganzheitscharakter. Nicht als eine starre Maschine betrachtet der „Mechanist" den Organismus und das vitale Geschehen, sondern als einen Mechanismus. Auch ein Atom, ein Kristall, ein Planetensystem, irgendein anorganisches System, welches es auch nur sei, ist niemals eine Maschine, sondern nur ein Mechanismus. Damit fallen die ganzen Beweise von Driesch gegen die durchgehende kausale „mechanistische" Bestimmung des Lebens von vornherein in sich zusammen. Er setzt etwas vom Mechanismus der Organismen voraus, was sein Begriff gar nicht enthält, und glaubt dann, einen Beweis für amechanistisches vitales Geschehen erbracht zu haben, wenn er zeigt, daß eine „Maschine mit Hebeln und Schrauben" nicht teilbar ist, während ein Organismus, eine Zelle sich zu teilen vermag, ohne ihren Ganzheitscharakter zu verlieren.

Wohl hat Driesch recht gegenüber einem blinden, häufig anzutreffenden mechanistischen Dogmatismus, der so oft in der Aufklärung einer Teilursache eines Problems gleich die ganze Lösung erblickt. Wenn er hier mit allem Nachdruck auf die großen, ungelösten Probleme hinweist, kann man ihm nur zustimmen; und wir können sogar dem beipflichten, daß der biologische Gegenstand in seiner Ganzheit und Fülle überhaupt nicht vollkommen rationalisierbar, vollkommen durch die Kategorie der Kausalität erfaßt werden kann. Aber das Irrationale, das in jedem Gegenstand steckt, ist ja keine spezifische Eigenschaft des Organischen. Es findet sich, wie gezeigt wurde, in derselben Weise, wenn auch nicht so auffällig im Anorganischen (z. B. im Atom). Der Vitalismus setzt prinzipiell die Grenze der Erkenntnis an eine falsche Stelle, nämlich zwischen Organisches und Anorganisches, während sie in Wirklichkeit zwischen dem Rationalen und Irrationalen liegt. Er hat zwar das Gefühl für das Irrationale im Sein. Aber er sieht es nur im Organi-

schen und zerreißt damit die Einheit der Natur. Auf der anderen Seite vermag er aber an neuen Erkenntnismöglichkeiten nicht das geringste zu bieten. Denn mit den „außerräumlichen Naturfaktoren", mit „Entelechien" und „Psychoiden" vermag der Naturforscher schlechterdings nichts anzufangen. Mit diesen Begriffen kann prinzipiell keine Erkenntnis erlangt werden, und so sind sie nicht nur für die Forschung von keinem Nutzen, sondern sie sind direkt eine Gefahr, weil sie vorgeben, Erkenntnis zu bieten und zu vermitteln, wo Erkenntnis teils noch nicht erarbeitet, teils überhaupt unmöglich ist. Und dadurch wird der Vitalismus, selbst in der vorsichtigeren Fassung von Driesch, der dem Mechanisten keine Beschränkung in der Forschung auferlegen will, zu einem Hemmnis der Forschung, indem er vorzeitig die Grenze des Unauflösbaren, Nicht-Rationalisierbaren an eine Stelle verlegt, wo diese Schranke sich noch nicht findet, und dadurch der kausalen Forschung den Weg versperrt.

Diese Überlegungen führen uns dazu, den Vitalismus auch in der vorsichtigeren und logisch noch am meisten gerechtfertigten Fassung von Driesch abzulehnen. Begnügt er sich damit, die Entelechie als Grenzbegriff des Unerkannten und Unerkennbaren aufzufassen, dann fällt er mit der Auffassung des kritischen, besonnenen Mechanisten zusammen und ist überflüssig. Will er aber mehr sein — was auch bei Driesch der Fall ist —, behauptet er die Unauflösbarkeit des Physisch-Biologischen in kausales Geschehen, und gibt er vor, durch Ersetzung des unerkannten X, des Problemrestes im Kausalnexus, durch Begriffe wie Entelechie wirkliche Naturerkenntnis zu vermitteln, so verläßt er die kritische Besinnung und wird genau so dogmatisch wie der verbohrte Materialismus und Mechanismus. Naturerkenntnis kann eben nur mit der Kategorie der Kausalität errungen werden; und es gibt keine anderen Methoden, Naturwissenschaft zu treiben, als die Methoden der generalisierenden und exakten Induktion, die Einzelfälle unter allgemeine Gesetzmäßigkeit bringen.

Literaturverzeichnis.

Lehr- und Handbücher, die das Gesamtgebiet oder große Teile desselben behandeln.

Allgemeine Biologie (1915) in Kultur der Gegenwart, Bd. 1, 4. Abteil., Leizig.
Bayliss, B. M. (1926), Grundriß der allgemeinen Physiologie. Deutsche Übersetzung nach der 3. engl. Aufl., Berlin.
Benecke-Jost (1924), Pflanzenphysiologie, 4. Aufl., Jena.
Hertwig, O. (1923), Allgemeine Biologie, 6. u. 7. Aufl., Jena.
Pfeffer, W. (1897), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leipzig.
Verworn, E. (1922), Allgemeine Physiologie, 7. Aufl., Jena.
Wilson, E. B. (1927), The Cell in development, New York.

Einleitung und Schlußbetrachtungen.

Bauch, Br. (1911), Studien zur Philosophie der exakten Wissenschaften. Heidelberg.
— (1917), Immanuel Kant, Berlin u. Leipzig, G. J. Göschen.
Bergson, H. (1907)), L'évolution créatrice. Paris, F. Alcan.
Driesch, H. (1911)). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie. Leipzig, W. Engelmann.
— (1912), Ordnungslehre, ein System des nichtmetaphysischen Teiles der Philosophie. Jena, E. Diederichs.
— Philosophie des Organischen, 2. Aufl., Leipzig.
Hartmann, Max (1925), Biologie und Philosophie. Berlin, G. Springer.
Hartmann, Nik. (1912), Philosophische Grundfragen der Biologie. Göttingen, Vandenhoek u. Ruprecht.
— (1921), Grundzüge einer Metaphysik der Erkenntnis. Berlin u. Leipzig, W. de Gruyter & Co.
Kant, Imm. (1787), Kritik der reinen Vernunft. Ausg. d. philos. Bibliothek, Leipzig.
— (1799), Kritik der Urteilskraft.
v. Kries, Joh. (1924), Immanuel Kant und seine Bedeutung für die Naturforschung der Gegenwart. Berlin, J. Springer.
Mach, E. (1906), Die Analyse der Empfindungen, 5. Aufl., Jena.
Planck, M. (1923), Kausalgesetz und Willensfreiheit. Berlin.
Rickert, H. (1913), Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung, 2. Aufl. Tübingen, J. C. B. Mohr.
— (1920), Die Philosophie des Lebens. Tübingen.
Riehl, Al. (1908), Logik u. Erkenntnistheorie. Kultur d. Gegenwart, Syst. Philosophie, 2. Aufl. Berlin u. Leipzig.
Tschulok, S. (1910), Das System der Biologie in Forschung und Lehre. Jena, G. Fischer.
Ungerer, E. (1922), Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie. Schaxels Abh. z. theor. Biol. Berlin, Gebr. Bornträger.
Windelband, W. (1894), Geschichte und Naturwissenschaft. Straßburg, K. J. Trübner.

I. Zelle.

Altmann, R. (1890/94), Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig.
Arnold, J. (1913), Das Plasma der somatischen Zellen im Lichte der Plasmosomen-Granulalehre und der Mitochondrienforschung. Anat. Anz., Bd. 43.

Baumgärtel, O. (1920), Das Problem der Cyanophyceenzelle. Arch. f. Protistenk., Bd. 41, S. 50.
Bechold, H. (1912), Die Kolloide in der Biologie und Medizin. Dresden.
Bělař, K. (1926), Formwechsel der Protistenkerne. Erg. Fortschr. Zool., Bd. 6.
Benda, C. (1903), Die Mitochondria. Ergeb. d. Anatomie u. Entwicklungsgesch., Bd. 12.
Bresslau, E. (1913), Über das spezifische Gewicht des Protoplasmas und die Wimperkraft der Turbellarien und Infusorien. Verhlg. d. Deutsch. Zool. Ges., 23. Versammlung, S. 226.
Bruel, L. (1913), Zelle und Zellteilung. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 10, S. 807. Jena, G. Fischer.
Brunswick, H. (1923), Die Grenzen der mikrochemischen Methodik in der Biologie. Naturwissenschaften, Bd. 11, S. 881.
Bütschli, O. (1892, 1894), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
— (1898), Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.
— (1907), Meine Ansichten über die Struktur des Plasmas und einige ihrer Gegner. Arch. Entwicklungsmech., Bd. 11, S. 499.
Cohnheim, O. (1911), Chemie der Eiweißkörper. Braunschweig, 3. Aufl.
Cowdry, E. V. (1918), The mitochondrial constituents of protoplasm. Publ. of the Carnegie Inst., Washington, 271.
Czapek, F. (1911), Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Protoplasmahaut. Jena.
Dobell (1917), Principles of Protistology. Arch. f. Protistenk., Bd. 23.
Duesberg, J. (1912), Plastosomes, „Apparato reticularo interno", und Chromidialapparat. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20.
Fischer, A. (1899), Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena, G. Fischer.
— (1905), Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg.
Flemming ,W. (1882), Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig.
Freundlich, H. (1923), Kapillarchemie, 3. Aufl., Leipzig.
— (1924), Grundzüge der Kolloidlehre. Leipzig.
Giersberg, H. (1922), Untersuchungen zum Plasmabau der Amöben im Hinblick auf die Wabentheorie. 18 Abb. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 51, S. 150.
Goldschmidt, R. (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Biol. Zentralbl., Bd. 24, S. 241.
Guilliermond, M. A. (1914), Etat actuel de la question de l'évolution, et du rôle physiologique des mitochondries. Rev. gén. Bot., T. 26.
— (1906), Contribution à l'étude cytologique des Cynophycées. Rev. gén. Bot., T. 5.
Gurwitsch, A. (1904), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.
— (1913), Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena, G. Fischer.
Hartmann, M. (1908), Eine neue Dysenterieamöbe, *Entamoeba tetragena* (Viereck) syn. *E. africana* (Hartmann). Arch. f. Schiffs- u. Tropenkrankh., Bd. 12.
— (1909), Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen. Biol. Centralbl., Bd. 29, S. 481 u. 491.
— (1911), Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena.
— (1913), Morphologie und Systematik der Amöben. Handb. pathog. Mikrorg., Bd. 7, S. 607.
Hertwig, R. (1902), Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk., Bd. 1, S. 1.
— (1907), Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München, 1907.
Höber, R. (1914), Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Aufl. Leipzig, Engelmann.
Jensen, P. (1893), Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. Pflüg. Arch. ges. Physiol., Bd. 54, S. 537.
Keysselitz, G. (1908), Die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi* Th. I. u. II. Arch. f. Protistenk., Bd. 11, S. 252 u. 276.
Kossel, H. (1891), Über die chemische Zusammensetzung der Zelle. Dubois Reymonds Arch.
Lewitsky, G. (1910), Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 28, S. 538.

Lidfors, (1915), Protoplasma, Zellulärer Bau. In: Kultur d. Gegenw., Allg. Biologie. Leipzig u. Berlin.
Macallum, J. B. (1908), Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biologischen Forschung. Ergeb. Phys., Bd. 7, S. 552.
Meves, Fr. (1917), Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 89, S. 1.
Meyer, A. (1920), Morphologische und physiologische Analyse der Zelle. Jena.
Molisch, H. (1902), Über vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner in Laubblättern. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20, S. 442.
Ostwald, W. (1909), Die wichtigsten Eigenschaften des kolloiden Zustandes der Stoffe. Handb. d. Biochemie, Bd. 1.
Pfeffer (1877), Osmotische Untersuchungen. Leipzig, Neudruck 1921.
Pratje, A. (1920), Die Chemie des Zellkerns. Biol. Centralbl., Bd. 40.
Preiss, H. (1904), Studien über Morphologie und Biologie des Milzbrandbazillus. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 35.
Rhumbler, L. (1914), Das Protoplasma als physikalisches System. Erg. d. Phys. Bd. 14, S. 484.
Sachs (1892), Beiträge zur Zelltheorie. Allg. bot. Zeitg.
Schaudinn, F. (1902), Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen, I. *Bac. Bütschli.* Arch. f. Protistenk., Bd. 1, S. 306.
Schimper, A. F. W. (1885), Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, S. 1.
Schmitz, F. (1882), Die Chromatophoren der Algen.
Schröder, O. (1907), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Sphaeromyxa labrazesi. Arch. f. Protistenk., Bd. 9.
Swarcewsky, B. (1914), Über den Lebenszyklus einiger Haplosporidien. Arch. f. Protistenk., Bd. 33.
Vries, H. de (1885), Plasmatische Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot.
Whitman, C. O. (1893), The inadaequacy of the cell-theory of development. Journ. Morphol., Vol. 8.

II. Statik.

Bethe, A. (1911), Anat. Anz., Bd. 40.
Doflein, F. (1919), Lehrbuch der Protozoenkunde, 4. Aufl. Jena, G. Fischer.
Gurwitsch (1913), Vorlesungen über Allgemeine Histologie. Jena.
Haberlandt, G. (1904), Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl.
Hartmann, M., und Chagas, C. (1910), Flagellatenstudien. Mem. Inst. Os. Cruz., Vol. 2, p. 64.
Klug, G. (1923), Zur Frage der Stachelbildung an Desmidiaceenzygoten. Arch. f. Protistenk., Bd. 46, S. 264.
Koltzoff, N. K. (1903), Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biol. Zentralbl., Bd. 23, S. 680.
— (1906), Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden, als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, S. 364.
— (1908), Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforsch., Bd. 2, S. 1.
— (1912), Zur Frage der Zellgestalt. Anat. Anz., Bd. 41, S. 183.
Lang-Lühe (1913/14), Protozoen, 1. u. 2. Lief. Lang, Handb. d. Morphologie, Bd. 7, Jena.
Rhumbler, L. (1902), Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhalts. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. 1, S. 279 u. Bd. 2, S. 183.
— (1891), Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. I. Über Entstehung und sekundäres Wachstum der Gehäuse einiger Süßwasserrhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 52, S. 515.
— (1911), Die Foraminiferen (Thalamophoren). Kiel und Leipzig.
Rothert, W. (1913), Gewebe der Pflanzen. Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 1144.
Schwendener, S. (1874), Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen.
— (1882), Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandlg. Berliner Akad.
Verworn, M. (1919), Allgemeine Physiologie. Jena, G. Fischer.
Vries, H. de (1877), Die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig.

III. Dynamik.

Allen, Ch. E. (1912), Cell-structure, growth, and division in the antheridia of Polytrichum juniperinum Willd. Arch. f. Zellforsch, Bd. 8, S. 121.
— (1917), The spermatogenesis of Polytrichum juniperinum. II. Ann. of Bot., Vol. 31, p. 269.
Bailowitz, E. (1889), Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Arch. d. ges. Phys., Bd. 46, S. 433.
— (1890), Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., S. 317.
Benda, C. (1901), Über neue Darstellungsmethoden der Zentralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Zelle und Zentralkörperchen. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abteilg.
Berthold, F. G. (1886), Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.
Brandt, K. (1885), Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora v. Neapel.
Braune u. Fischer, Der Gang des Menschen. Abhandlg. d. Sächs. Ges. Wiss.
— — (1889), Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers. Abhandlg. Sächs. Ges. Wiss., Bd. 15.
Buder, J. (1915), Jahrb. wiss. Bot., Bd. 56, S. 529.
— (1919), Jahrb. wiss. Bot., Bd. 58, S. 105.
Bütschli, O. (1892), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
Chamberlain, Ch. J. (1916), Stangeria paradoxa. Bot. Gaz., Vol. 61, p. 353.
Crawley, H. (1905), The movements of Gregarines. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Vol. 57, p. 89.
Doflein, F. (1916), Lehrbuch der Protozoenkunde, 4. Aufl. Jena, G. Fischer.
du Bois Reymond, R. (1912), Bewegungsphysiologie. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 1, S. 1078.
Erhard, H. (1910, Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforsch., Bd. 5, S. 310.
Entz, G. jun. (1909), Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. Arch. f. Protistenk., Bd. 15, S. 93.
Fick, R. (1882), Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. Leipzig.
Fischer, O. (1904), Physiologische Mechanik. Enzyklop. d. math. Wiss., Bd. 4, S. 8, Leipzig.
Fletcher and Hopkins (1906/07), Journ. of Physiol., Vol. 35, p. 247.
Fröhlich, F. W. (1912), Allgemeine Physiologie der Muskeln. Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. 6, S. 1112.
Giersberg, H. (1922), Untersuchungen zum Plasmabau der Amöben im Hinblick auf die Wabentheorie. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 51, S. 150.
Goldschmidt, R. (1907), Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk., Suppl. 1, S. 83.
Groß, J. (1904), Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb., Bd. 20, S. 439.
Gurwitsch, A. (1900), Studien über Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat.
— (1904), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena, G. Fischer.
— (1913), Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena, G. Fischer.
Hartmann, M. (1908), Eine neue Dysenterieamöbe Entamoeba tetragena (Viereck) syn. E. africana (Hartmann). Arch. f. Schiffs- u. Tropenkrankh., Bd. 12.
— u. Chagas, C. (1910), Flagellatenstudien. Mem. Inst. Os. Cruz, Vol. 2, p. 64.
Heidenhain, M. (1901), Über die Struktur der kontraktilen Materie. Erg. Merkel und Bonnet.
— (1911), Plasma und Zelle. Jena, G. Fischer.
Henneguy (1898), Sur les rapports des cils vibratils avec les centrosomes. Arch. Anat. microsc.
Hill, A. V. (1916), Die Beziehungen zwischen der Wärmebildung und den im Muskel stattfindenden chemischen Prozessen. Ergeb. d. Phys., Bd. 15, S. 340.
— u. Hartree (1920), The four phases of heat-production of muscle. Journ. of Phys., Vol. 84.
— — (1920), The thermo-elastic properties of muscle. Phil. Transact. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 210, p. 153.
Hofer (1889), Exper. Untersuchungen über Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr.

Holmgren, E. (1907), Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 71.
— (1908), Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. Skand. Arch. f. Phys., Bd. 21.
Hürthle, K. (1927), Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustand und über seinen Aggregatzustand. Biol. Zentralbl., Bd. 27, S. 112.
Jennings, H. S. (1910), Das Verhalten der niederen Organismen. (Übersetzt von Mangold.) Leipzig.
Jensen, P. (1902), Die Protoplasmabewegung. Ergeb. Phys., Bd. 1.
— (1912), Allgemeine Physiologie der Bewegung. Handwörterb. d. Naturwissensch., Bd. 1, S. 1055.
Joseph, H. (1901), Beiträge zur Centrosomen- und Flimmerzellenfrage. Arb. Wiener Zool. Inst.
Koltzoff, N. K. (1911), Studien über die Gestalt der Zelle. III. Untersuchungen über die Kontraktilität des Vorticellinenstiels. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7, S. 344.
Kühne, W. (1864), Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.
Lauterborn, R. (1896), Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
Lenhossek, v. (1898), Über Flimmerzellen. Verhandl. Anat. Ges.
Maier, H. N. (1902), Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk., Bd. 2, S. 73.
Merkel, F. (1872), Der quergestreifte Muskel. I. Das primitive Muskelelement der Arthropoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8.
— (1881), Über die Kontraktion der gestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19.
Metzner, F. (1923), Studien über die Bewegungsphysiologie der niederen Organismen. Naturwissenschaften, Bd. 11, S. 365, 395.
Meves, F. (1890), Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen bei Salamandra. Arch. f. mikr. Anat.
— (1897), Histogenese der Samenfäden von Salamandra. Arch. f. mikr. Anat.
— (1918), Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 91, S. 272.
Meyerhof, O. (1920), Über die Rolle der Milchsäure in der Energetik des Muskels. Naturwissenschaften, Bd. 8, S. 696.
— (1921), Neue Versuche zur Thermodynamik der Muskelkontraktion. Naturwissenschaften, Bd. 9, S. 194.
Müller, O. (1893—97), Die Ortsbewegung der Bacillariceen, I—V. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 11, S. 571 (I.); Bd. 12, S. 136 (II.); Bd. 14, S. 54 (III.); Bd. 14, S. 111 (IV.); Bd. 15, S. 70 (V.).
Oltmanns, F. (1922), Morphologie und Biologie der Algen., 2. Aufl., Jena.
Peter, K. (1899), Das Zentrum der Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz., Bd. 15, S. 271.
Plenge (1896), Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern etc. Verh. naturh. Ver. Heidelberg, N. F., Bd. 6.
Prell, H. (1921), Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. I. Die Bewegung der Cyanophyceen. Arch. f. Protistenk., Bd. 42, S. 157.
— (1921), Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. II. Die Bewegung der der Gregarinen. Arch. f. Protistenk., Bd. 42, S. 157.
Prowazek, S. v. (1903), Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk., Bd. 2, S. 195.
— (1910), Physiologie der Einzelligen. Leipzig.
Pütter, A. (1903), Die Flimmerzellen. Ergeb. d. Phys., Bd. 2, p. 1.
Quincke, G. (1888), Die periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitz.-Ber. d. Akad. Berlin, Bd. 34, S. 791.
Reichert, K. (1909), Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 51, S. 14.
Rhumbler, L. (1898), Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme usw. bei lobosen Rhizopoden. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 7, S. 103.
— (1911), Die Foraminiferen (Thalamophoren). Kiel und Leipzig.
— (1914), Das Protoplasma als physikalisches System. Ergeb. d. Phys., Bd. 14, S. 474.
Robertson, M., and Minchin, E. A. (1910), The division of the collar-cells of Clathrina coriacea (Montagu); a contribution to the theory of the centrosome and blepharoplast. Quarterly J. microsc. Sc., N. S., Vol. 55, p. 611.

Rollet, A. (1891), Über die Endstreifen des Sarkoplasmas und die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37.
Roskin, G. (1918), Sur la structure de certains éléments contractiles de la cellule. Arch. Russes d'Anat., Hist., Embr., T. 2, p. 33.
— (1923), Die Cytologie der Kontraktion der glatten Muskelzellen. Arch. f. Zellf., Bd. 17, S. 368.
— (1923), Über den feineren Bau der Epithelmuskelzellen von Hydra grisea und fusca. Anat. Anz., Bd. 56, S. 158.
— (1925), Beiträge zur Kenntnis der glatten Muskelzellen. I. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B, Bd. 2, S. 766.
Schaudinn, Fr. (1904), Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaeta. Arb. a. d. Kaiser. Gesl.-Amt, Bd. 20.
Schewiakoff, W. (1894), Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58, S. 340.
Sokolow, B. (1912), Studien über die Physiologie der Gregarinen. Arch. f. Protistenk., Bd. 27, S. 260.
Stempell u. Koch (1923), Elemente der Tierphysiologie. 2. Aufl., Jena.
Strasburger, E. (1892), Schwärmsporen Gameten, pflanzliche Spermatozoiden. Histologische Beiträge, Bd. 4.
Uiehla, V. (1911), Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biol. Zentralbl., Bd. 31, S. 645, 657, 689, 721.
Verworn, M. (1890), Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch. f. Phys., Bd. 48.
— (1892), Über die Fähigkeit der Zelle aktiv ihr spezifisches Gewicht zu verändern. Pflügers Arch. f. Phys., Bd. 53.
— (1922), Allgemeine Physiologie. Jena, G. Fischer.
Weiszäcker, V. (1912), Arbeit und Gaswechsel am Froschherzen. II. Pflügers Arch., Bd. 147, S. 135.
— (1914), Journ. Phys., Vol. 48, p. 396.

IV. Stoffwechsel.

Abderhalden, E. (1923), Lehrbuch der physiologischen Chemie. I. u. II. Teil. Berlin, Wien.
Bayer (1870), Ber. Chem. Ges., Bd. 3, S. 68.
Beijerinck (1888), Bot. Zeitg., Bd. 46, S. 725.
Benecke-Jost (1924), Pflanzenphysiologie, Bd. 1. Jena, G. Fischer.
Blackman u. Matthaei (1905), Proc. R. Soc., Vol. 76, p. 402.
— and Smith (1911), New method for estimating the gasious exchanges of submerged plants. Proc. Roy. Soc., Vol. 83.
— — (1911), On Assimilation of submerged waterplants. Proc. R. Soc., Vol. 83.
Boresch, A. (1922), Die komplementäre chromatische Adaptation. Arch. f. Protistenk., Bd. 44, S. 1.
Boussingault (1860), Chimie agricole. 2. éd.
— (1860/61), Agronomie. Paris.
Brown and Escomb (1905), Proc. R. Soc., Vol. 76, p. 29.
Buder, J. (1922), Naturwissenschaften, Bd. 8, S. 261.
Engelmann (1884), Bot. Ztg., Bd. 72, S. 81.
Euler und Lindner, Chemie der Hefe. Leipzig.
Euler (1920/22), Chemie der Enzyme, I. u. II. München, Wiesbaden.
Fischer, A. (1902), Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl., Jena.
Fitting (1920), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 59.
Godlewski (1903), Bull. l'Acad. Krakau, p. 313.
Harder (1923), Zeitschr. f. Bot., Bd. 15.
Hellriegel u. Willfahrt (1888), Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. Beitr. f. Zeitschr. f. Rübenindustr., Berlin.
Höber, R., Physiologie des Menschen. Berlin.
Kaserer (1906), Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 16, S. 681 u. 769.
Klebs, G. (1888), Untersuchungen. Tübingen, Bd. 2, S. 489.
Kniep u. Minder (1909), Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. Bot., Bd. 1.
Kniep, H. (1912), Photosynthese. Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. 7.
Knop (1868), Kreislauf des Stoffes. Leipzig.
Lieske, R. (1911), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 49, S. 91; Bd. 50, S. 328.
— (1914), Naturwissensch., Bd. 40, S. 214.
Matthaei (1904), Phil. Transact., Vol. 197, p. 47.

Mayer, A. (1885), Bot. Ztg., Bd. 43, S. 417.
Molisch (1910), Die Eisenbakterien. Jena.
— (1907), Purpurbakterien. Jena.
Meyerhof, O. (1916—1917), Pflügers Arch., Bd. 164, S. 353; Bd. 165, S. 229; Bd. 166, S. 240.
Neuberg, C. (1921), Über den Zusammenhang der Gärungserscheinungen in der Natur. Festschr. d. Kaiser Wilhelm-Gesellschaft. Berlin, J. Springer.
— (1921), Gärung und Synthese. Naturwissenschaften, Bd. 9, S. 334.
Noll, Pflanzenphysiologie.
Omeliansky (1912), Handwörterb. d. Naturw., Bd. 1, S. 806.
Overton (1895), Jahresschr. d. Naturf. Ges. Zürich.
Pasteur (1858/60), Compt. Rend. Paris, T. 46, p. 617; T. 51, p. 298.
Prazmowski (1890/91), Versuchsstat., Bd. 37, S. 161; Bd. 38, S. 5.
Pringsheim (1920—22), Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethod., Bd. 11, 2.
Ruhland, W. (1909), Zeitschr. f. Bot., Bd. 1.
— (1912), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51.
— Ber. Bot. Ges., Bd. 40, S. 108.
— (1914), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 54.
Sachs (1862), Bot. Ztg., Bd. 5, S. 63.
— (1882), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
— (1884), Arbeiten Würzburg, Bd. 31.
Salm-Horstmar (1856), Versuche und Resultate über die Nahrung der Pflanze. Braunschweig.
Schimper, A. F. W. (1885), Bot. Ztg., Bd. 43, S. 737.
— (1888), Bot. Ztg., Bd. 46, S. 65.
Schlössing (1874), Compt. Rend. de la Soc., T. 87, p. 700.
Stoklasa (1922), Verbreitung des Aluminiums in der Natur. Jena.
Troendle (1910), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48.
Ursprung, A. (1917), Über die Stärkebildung im Spektrum. Ber. Bot. Ges., Bd. 35, S. 44.
— (1918), Ber. Bot. Ges., Bd. 36, S. 97.
Warburg, O. (1921), Physikalische Chemie der Zellatmung. (Zus. Bericht.) Festschr. d. Kaiser Wilhelm-Gesellsch. Berlin.
— (1921)), Theorie der Kohlensäureassimilation. Naturwissenschaften, Bd. 9, S. 354.
— (1924), Bemerkung über das Kohlemodell. Bioch. Zeitschr.
— u. Sakuma, Über die sog. Autooxydation des Cysteins. Pflügers Arch., Bd. 200.
— u. Negelein, E., Über den Einfluß der Wellenlänge auf den Energieumsatz bei der Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. 106.
Wiegmann u. Poltsdorf (1842), Über die anorganischen Bestandteile der Pflanze. Braunschweig.
Wieland (1922), Erg. d. Physiol., Bd. 20, S. 502.
— — (1913), Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin.
— (1922), Ber. D. Chem. Ges., Bd. 55, S. 3601.
— u. Stoll (1918), Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin.
Willstätter u. Chun (1923), Ber. D. Chem. Ges., Bd. 56, S. 109.
— u. Waldschmidt-Leitz (1923), Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. 125, 132, 126, 143.
Winogratzky (1887), Bot. Ztg, Bd. 45, S. 493.
— (1888), Bot. Ztg., Bd. 66, S. 261.
— (1890/91), Recherches sur l'organisme de la nutrification. Ann. Inst. Pasteur, T. 4, p. 213, 257, 760; T. 5, p. 92, 277.
— (1922), Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 57, S. 1.

V. Formwechsel.

A. Fortpflanzung.

Aragâo, Henr. de Beaurepaire (1910), Untersuchungen über Polytomella agilis n. g. n. sp. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Vol. 2, p. 42.
Arndt, A. (1914), Über generative Vorgänge bei *Amoeba chondrophora* n. sp. Arch. f. Protistenk., Bd. 34, S. 39.
Baltzer, F. (1910), Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellf., Bd. 5, S. 497.
Bataillon, E. (1912), La parthénogénèse des Amphibiens et la fécondation chimique de Loeb. Ann. d. Sci. Nat. Paris, T. 9.

Bělař, K. (1921), Untersuchungen über Thecamöben der Chlamydophrys-Gruppe. Arch. f. Protistenk., Bd. 43, S. 287.
— (1923), Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrenberg. I. Die Morphologie des Formwechsels. Arch. f. Protistenk., Bd. 46, S. 1.
— (1924), Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrenberg. II. Beiträge zur Physiologie des Formwechsels. Arch. f. Protistenk., Bd. 48, S. 371.
— (1926), Formwechsel der Protistenkerne. Ergeb. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 6.
Beneden, E. van (1883), Recherches sur la maturation de l'oeuf la fécondation et la division cellulaire. Arch. d. Biol., T. 4, p. 265.
Berlin, H. (1924), Untersuchungen über Monocystideen in den Vesiculae seminales der schwedischen Oligochäten. Arch. f. Protistenk., Bd. 48, S. 1.
Bonnet, J. (1914), Reproduction sexuée et alternance des génération chez les algues. Progr. Rei Bot., T. 5.
Boveri, Th. (1899), Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. von Kupffer.
— (1887—1907), Zellenstudien I—V. Jena.
— (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz. Jena.
Bower, F. O. (1889—91), On antithetic as distinguished from homologous alternation of generations in plants. Ann. Bot, Vol. 4, p. 347.
— (1913), Fortpflanzung der Archegoniaten. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 186.
Buchner, P. (1915), Praktikum der Zellenlehre. Berlin, Bornträger.
— (1910), Das Schicksal des Keimplasmas der Sagitta. Festschr. f. R. von Hertwig, I. Jena.
— (1911), Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. Arch. Zellforsch., Bd. 6, S. 577.
Bütschli, O. (1882), Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz., Bd. 5, S. 64.
Carothers, E. E. (1917), The segregation and recombination of homologous chromosomes. Journ. Morphol., Vol. 28, p. 445.
Chambers, R. (1919), Changes in protoplasmic consistency and theier relation to cell-division. Journ. of gen. Physiol., Vol. 2.
Church, A. H. (1898), The polymorphy of Cutleria multifida. Grev. Ann. of Bot., Vol. 12, p. 75.
Coulter, I. M., and Chamberlain, J. (1903), Morphology of Angiosperms. New York und London.
Delage et Goldsmith (1913), La parthénogénèse naturelle et expérimentale. Paris, Flammarion.
Elpatiemsky, W. (1909), Die Urgeschlechtszellenbildung bei Sagitta. Anat. Anz., Bd. 35, S. 226.
— (1910), Die Entwicklungsgeschichte der Genitalprodukte bei Sagitta. Biol. Zeitschrift, Bd. 1, S. 333.
Ernst, A. (1913), Fortpflanzung der Gewächse. (Samenpflanzen.) Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 227.
Farmer and Digby (1907), Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. Bot., Vol. 21, p. 161.
Fischer, E. (1913), Fortpflanzung der Pilze. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 178.
Gallardo, A. (1909), La division de la cellule phénomène bipolaire de caractère électro-colloïdal. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 28, S. 125.
Gerassimoff (1901), Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. d. Natur. Moskau.
— (1902), Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 1, S. 220.
Godlewski, E. jun., Physiologie der Zeugung. Handb. d. vergl. Physiol., herausgegeben v. Winterstein, Jena.
Goetsch, W. (1921/22), Beiträge zum Unsterblichkeitsproblem der Metazoen. I.—III. Biol. Zentralbl., Bd. 41 u. 42.
Granata, L. (1914), Ricerche sul ciclo evolutivo di Haplosporidium limnodrili Granata. Arch. f. Protistenk., Bd. 37, S. 47.
Gurwitsch, A. (1926), Das Problem der Zellteilung, physiologisch betrachtet. Monogr. Gesamtgeb. d. Phys. d. Pflanzen u. Tiere, Bd. 11. Berlin. Springer.
Haberlandt, G. (1919—1920), Zur Physiologie der Zellteilung. III.—V. Mitteilung. Sitzber. Akad. d. Wiss. Berlin.
— Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beiträge f. wiss. Bot., Bd. 2, S. 1.

Hämmerling, J. (1924), Die ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration bei *Aeolosoma hemprichi*. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool., Bd. 41, S. 581.
Hartmann, M. (1904), Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biol. Zentralbl., Bd. 24, S. 18 u. 35.
— (1906), Tod und Fortpflanzung. München.
— (1914), Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 24, S. 15.
— (1915), Mikrobiologie, Allg. Biologie der Protisten. Kultur d. Gegenwart, Allg. Biologie. Leipzig.
— (1919), Über die Kern- und Zellteilung von Chlorogonium elongatum. Arch. f. Protistenk., Bd. 39, S. 1.
— (1921), Praktikum der Protozoologie, 4. Aufl. Jena, G. Fischer.
— (1921), Die dauernd agame Zucht von Eudorina elegans. Arch. f. Protistenk., Bd. 43, S. 223.
— (1922), Über den dauernden Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regenerationen. Biol. Zentralbl., Bd. 42, S. 364.
— (1926), Über experimentelle Unsterblichkeit von Protozoen-Individuen. Naturwissenschaften, Bd. 14, S. 433.
— u. Chagas (1910), Flagellatenstudien. Mem. Inst. Osw. Cruz, Riv. de Janeiro, Vol. 2, p. 64.
— — (1910), Über die Kernteilung von Amoeba hyalina Dang. Ibid., Vol. 2, p. 159.
— u. Schilling (1917), Die pathogenen Protozoen. Berlin.
Heberer, G. (1925), Zur Kenntnis der männlichen Generationsorgane der Cyclopiden. Zool. Anz., Suppl. I/II, S. 141.
Hegner, R. W. (1914), The germ cell cycle in animals. New York.
Heidenhain, M. (1896), Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der zentrierten Systeme. Verh. d. Anat. Ges.
— (1911), Plasma und Zelle. Jena, 2. Lief.
Heilbronn, A. (1922), Eine neue Methode zur Bestimmung der Viskosität lebender Protoplasten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 61, S. 284.
Hertwig, R. (1908), Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, S. 1.
Hoyt, W. (1910), Alternation of generation and physiology of sexuality in Dictyota dichotoma. Bot. Gaz., Vol. 50, p. 55—57.
Huth, W. (1913), Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen. Arch. f. Protistenk., Bd. 30, S. 1.
Jollos, V. (1916), Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Zentralbl. Bd. 36, S. 497.
— (1921), Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk., Bd. 43, S. 1.
Klebs, G. (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, G. Fischer.
— (1899), Über den Generationswechsel der Tallophyten. Biol. Zentralbl., Bd. 19, S. 209.
— (1913), Fortpflanzung der Gewächse (Physiologie). Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 276.
— (1917), Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biol. Zentralbl., Bd. 37, S. 373.
Korschelt, E. (1922), Lebensdauer, Altern und Tod. 2. Aufl., Jena.
Entwicklungsgesch., Allg. Teil II, 1 u. 2.
— (1913), Ei und Eibildung. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 3, S. 1.
— u. Heider (1903), Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Lehrb. d. vergl.
Kühn, A. (1921), Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung, I. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 46, S. 259.
Küster, E. (1915), Zelle und Zellteilung. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 10, S. 748.
Langhans, V. H. (1909), Experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., S. 281.
Lauterborn (1896), Untersuchungen über Bau, Kernteilung der Diatomeen. Leipzig.
Loeb, J. (1913), Artificial parthenogenesis and fertilization. Univ. Chicago Press.
Lillie, R. S., The physiology of cell-divisions. 2—4. Amer. Journ. Physiol., Vol. 26, p. 27.

Luntz, A. (1926), Untersuchungen über den Generationswechsel der Rotatorien, I. Biol. Zentralbl., Bd. 46, S. 233 u. 257.
Marchal, P. (1904), Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites, I. Arch. Zool. exp. gén., Sér. 4, T. 2, p. 257.
Marchal, El., et Em. (1906—09), Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Ac. Roy. Belg.
Moenkaus, W. J. (1904), The development of hybrids between fundulus heteroclitus and Menidia notata. Amer. Journ. Anat., Vol. 3, p. 29.
Morgan, T. H. (1896), The production of artificial astrosphaeres. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 3, S. 339.
Müller-Calé, C. (1913), Über die Entwicklung von Cypris incongruens. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 36, S. 113.
Oltmanns, F. (1913), Fortpflanzung der Algen. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 171.
— (1922/23), Morphologie und Biologie der Algen. I—III. 2. Aufl. Jena, Fischer.
Osterhout, W. I. V. (1897), Über die Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum. Pringsheim Jahrb. f. Botanik, Bd. 30, S. 159.
Popoff, M. (1908/09), Experimentelle Zellstudien, 1—3. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1—4.
Prowazek, S. v. (1910), Physiologie der Einzelligen. Leipzig.
Rhumbler, L. (1903), Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 16, S. 476.
Rosenberg, O. (1904), Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, S. 251.
Sauvageau, C. (1908), Sur la germination parthénogénétique du Cutleria adspersa. III. u. V. Compt. Rend. Soc. Biol., III, T. 64, p. 698; V, T. 65, p. 165.
— (1908), Sur la germination des zoospores de l'Aglaozonia melanoidea. Compt. Rend. Soc. Biol., T. 64, p. 697.
Scharffenberg, U. v. (1910), Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Int. Rev. Hydrobiol., Hydrogr., T. 3, Suppl. 1.
— (1914), Weitere Untersuchungen an Cladoceren über die experimentelle Beeinflussung des Geschlechts und der Dauereibildung. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., Suppl. 6/7.
Schleip, W. (1915), Lebenslauf, Alter und Tod des Individuums. Kultur d. Gegenwart, Allg. Biologie, III, Teil IV, Bd. 1.
Schreiber, E. (1925), Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales. Zeitschr. f. Bot., Bd. 17, S. 337.
Schulze, P. (1918), Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei Hydra. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde, Nr. 7.
Shearer, C., and Lloyd, D. J. (1913), On methods of producing artificial parthenogenesis in Echinus esculentus and the rearing of the parthenogenetic plutei through metamorphosis. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 58, p. 523.
Shull, A. F. (1910), Studies in the life cycle of Hyd. senta. I—III. Journ. exp. Zool., Vol. 8—12.
— (1910), The artificial production of the parthenog. and sexual phases of the life cycle of Hydatina senta. Amer. Nat., Vol. 44.
— (1925), Sex and parthenogenetic-bisexual cycle. Am. Nat., Vol. 59, p. 138.
Speck, A. (1918), Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 54, S. 5.
Storch, O. (1924), Die Eier der heterogenen Rädertiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 45, S. 309.
Täckholm, G. (1922), Zytologische Studien über die Gattung Rosa. Acta Bergiani, Bd. 7, S. 3.
Tauson, A. (1924), Die Reifungsprozesse der parthenogenetischen Eier von *Apsl. intermedia* Huds. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B, Bd. 1, S. 57.
— (1925), Wirkung des Mediums auf das Geschlecht des Rotators Asplanchna intermedia Huds. Int .Rev. Hydrobiol., Hydrogr., Bd .13, S. 130 u. 282.
— (1926), Über die Wirkung des Mediums auf das Geschlecht des Rotators Asplanchna intermedia Huds. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 107, S. 355.
Tischler, G. (1915), Chromosomenzahl, Form und Individualität im Pflanzenreiche. Progr. Rei Bot., Vol. 5, p. 5.
Vejdovsky, F., und Mrazek, A. (1903), Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62, S. 431.

Warburg, O. (1908), Beobachtungen über Oxdationsprozesse im Seeigelei. Hoppe-Seilers Zeitschr., Bd. 57, S. 1.
— (1910), Über Oxydationen in lebenden Zellen nach Versuchen am Seeigelei. Hoppe-Seilers Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 66, S. 305.
Wassilieff, A. (1902), Über künstliche Parthenogenese des Seeigeleies. Biol. Zentralbl., Bd. 22, S. 758.
Weismann, A. (1882), Über die Dauer des Lebens. Jena.
Wettstein, R. v. (1912), Handb. d. system. Botanik, 3. Aufl. Wien, F. Deuticke.
— F. v., (1924), Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. Zeitschr. ind. Abstl., Bd. 23, S. 1.
Whitney, D. D. (1914), The influence of food in controlling sex in Hydatina senta. Journ. exp. Zool., Vol. 17, p. 545.
— (1916), The control of sex by food in five species of rotifers. Journ. exp. Zool., Vol. 20, p. 263.
Wilson, E. B. (1925), The cell in development and heredity. 3. Aufl., New York.
Winkler, H. (1908), Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. Rei Bot., Vol. 2, p. 3.
— (1920), Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena.
Woltereck, E. (1911), Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Int. Rev. Hydrobiol., Hydrograph., Bd. 4, S. 91.
Woodruff, l. L., u. Erdmann, Rh. (1914), A normal periodic reorganization process without cell-fusion in Paramaecium. Journ. exp. Zool., Vol. 17, p. 425.
— (1921), The present status of the long-continued pedigree culture of paramaecium. Proc. Nat. Acad., Vol. 7, p. 1.
Yamanouchi, S. (1912), The life history of Cutleria. Bot. Gaz., Vol. 54, p. 442.

B. Befruchtung und Sexualität.

Allen, Ch. E. (1919), The basis of sex inheritance in Sphaerocarpos. Proc. Am. phil. Soc., Vol. 58, p. 289.
Alverdes, F. (1921), Das Verhalten des Kernes der mit Radium behandelten Spermatozoen von Cyclops nach der Befruchtung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 47, S. 375.
v. Baehr, W. (1909), Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3, S. 269.
Bělař, K. (1923), Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrenberg I. Arch. f. Protistenk., Bd. 46, S. 1.
— (1924), Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrenberg II. Arch. f. Protistenk., Bd. 48, S. 371.
— (1924), Die Cytologie der Meropermie bei freilebenden Nematoden-Arten. Zeitschr. f. wiss. Biol, Abt. B, Bd. 1, S. 1.
— (1925), Der Chromosomenbestand der Melandriumzwitter. Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 39, S. 184.
Berthold (1881), Geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phäosporeen. Mittlg. Zool. Station Neapel, Bd. 2, S. 401.
Blackman, V. H. (1904), On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. Ann. Bot., Vol. 18, p. 323.
— and Fraser, C. I. (1906), Further studies on the sexuality of the Uredineae. Ann. Bot., Vol. 20, p. 35.
Blakeslee, A. F. (1904), Sexual reproduction in the mucorineae. Proc. Am. Ac. Arts a. Sc., Vol. 40, p. 4.
— (1920), Sexuality in mucors. Science, Vol. 51, p. 403.
Bonnevie, K. (1908), Chromosomenstudien I. Cromosomen von Ascaris, Allium und Amphiuma. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, S. 450.
Boveri, Th. (1895), Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies, nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 29, S. 1.
— (1911), Über das Verhalten des Geschlechtschromosoms beim Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nicrovenosa. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F.
Brauer, A. (1893), Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, S. 161.
Buchner, P. (1915), Praktikum der Zellenlehre. Berlin.

Burgeff, H. (1915), Untersuchungen über Sexualität, Variabilität und Vererbung bei Phycomyces nitens. Flora, Bd. 108, S. 353.
Bütschli, O. (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. Senck. Nat. Ges. Frankfurt, Bd. 10.
— (1888—89), Protozoen, Bd. 3, Infusoria, S. 1642, Bronns Klassen u. Ordnungen.
Carothers, E. E. (1913), The mendelian ratio in relation to certain orthopteran chromosomes. Journ. Morph., Vol. 24.
— (1917), The segregation and recombination of homologous chromosomes found in two genera of Acrididae (Orthoptera). Journ. Morph., Vol. 28.
Christman, A. H. (1905), Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz., Vol. 39, p. 267.
— (1907), The alternation of generations etc. in the rusts. Bot. Gaz., Vol. 39.
Claussen, B. (1912), Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Pyronema confluens. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4.
Dobell, C. C. (1915), The life history and chromosome cycle of Aggregata eberthi. Parasitology, Vol. 17, p. 1.
— and Jameson, A. P. (1915), The chromosome cycle in Coccidia and Gregarines. Proc. Roy. Soc., Ser. B, Vol. 89, p. 83.
Dogiel, V. (1925), Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien, speziell den Ophryoscoleciden. Arch. f. Protistenk., Bd. 50, S. 283.
Enriques, P. (1907), La coniugazione negli Infusori, I. Arch. f. Protistenk., Bd. 9, S. 195.
Ernst, A. (1913), Fortpflanzung der Gewächse. 4. Samenpflanzen. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 227.
Fraser, H. C. J. (1908), Contributions to the cytology of Humaria rutilans. Ann. Bot., Vol. 22.
Gelei, J. v. (1922), Weitere Studien über die Oogenese des Dendrocoelum, II. III. Arch. f. Zellforsch., II, Bd. 16, S. 88, III. S. 299.
Godlewski, jun. E. (1906), Untersuchung über die Bastardierung der Echiniden und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organism., Bd. 20, S. 579.
Goroschankin (1890/91), Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden, I. und II. Bull. d. Soc. Nat. Moskau.
Grégoire, V. (1910), Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes, I. La Cellule, T. 22, I. p. 220; T. 26, II. p. 223.
Guignard, L. (1898), Sur les anthérozoides et la double copulation chez les végétaux angiospermes. Rev. gén. de Bot., T. 2.
Guilliermond, A. (1909), Recherches cytologiques et taxinomiques sur les Endomycètes. Rev. gén. Bot., T. 21.
— (1910), La sexualité chez les champignons. Bull. Scient. France et Belg., T. 44, p. 109.
Haecker, V. (1895), Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46.
— (1902), Die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz., Bd. 20.
Harper (1900), Sexual reproduction in Pyronema confluens. Ann. of Bot., Vol. 14, p. 321.
Hartmann, M. (1909), Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk., Bd. 14, S. 264.
— (1918), Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Naturwissensch., Bd. 6, S. 349 u. 368.
— (1921), Praktikum der Protozoologie. 4. Aufl., Jena.
— (1925), Untersuchungen über relative Sexualität. Biol. Zentralbl., Bd. 45, S. 449.
— (1925), Über relative Sexualität bei Ectocarpus siliculosus. Naturwissensch., Bd. 13, S. 975.
— u. Nägler (1908), Copulation bei Amoeba diploidea mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin.
Hemieben, H. (1922), Über den Kopulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales. Bot. Arch., Bd. 2, S. 249, 261.
Herbst, C. (1906, 07, 09, 12), Vererbungsstudien I—VII. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 21, 22, 24, 27, 34.

Hertwig, G. (1911), Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77.
— (1911), Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77.
— (1921), Das Sexualitätsproblem. Biol. Zentralbl., Bd. 41, S. 49.
Hertwig, O. (1875—78), Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I—IV. Morph. Jahrb., Bd. 1, 3 u. 4.
Hertwig, P. (1920), Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von Rhabditis pellio. Arch. f. mikr. Anat., Festschr. f. O. Hertwig, Bd. 34.
Hertwig, R. (1889), Über die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Akad. Wiss. München, Bd. 17.
— (1902), Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. München, Bd. 32.
— (1906), Eireife und Befruchtung. Handb. vergl. exp. Entwicklungsl., Bd. 1, Heft 1, Jena.
— (1912), Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Zentralbl., Bd. 32, S. 1, 65, 129.
— (1914), Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biol. Zentralbl., Bd. 34, S. 557.
Jennings, H. S. (1912), Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms. Harvey Lecturers, 1911—12, Pop. Sci, Mo., Vol. 80.
— (1920), Life and death, heredity and evolution in unicellar organisms. Badger, Boston.
Jollos, V. (1916), Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Zentralbl., Bd. 36, S. 497.
Kauffmann, H. (1914), Über den Entwicklungsgang der Cylindrocystis. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, S. 721.
Keuneke, W. (1924), Über die Spermatogenese einiger Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B, Bd. 1, S. 357.
Klein, L. (1889), Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Pringsheims Jahrb., Bd. 20, S. 133.
Klebs, G. (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, 543 S.
— (1899), Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Zentralbl., Bd. 19, S. 209—226.
Kniep, H. (1913), Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I u. II. Zeitschr. f. Bot., Bd. 5, S. 593.
— (1915), Ibidem, III. Bd. 7, S. 369.
— (1919), Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 46, S. 1.
— (1922), Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 47, S. 1.
Krüger, E. (1912), Die phylogenetische Entwicklung der Keimzellenbildung einer freilebenden Rhabditis. Zool. Anz., Bd. 40, S. 233.
Kupelwieser, H. (1912), Weitere Untersuchungen über die Befruchtung des Seeigeleies durch Wurmsperma. Arch. f. Zellforsch., Bd. 8, S. 352.
Léger, L. (1904), La reproduction sexuée chez le Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk., Bd. 3, S. 303.
Loeb, J. (1912), Über den Mechanismus der heterogenen Befruchtung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 40, S. 310.
Macfarland (1897), Zelluläre Studien an Molluskeneiern. Zool. Jahrb., Anat. Abt.
Maupas, E. (1888), Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliées. Arch. Zool. Exp., 2. Sér., T. 6, p. 165.
— (1889), Sur le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. gén., Sér. 2, T. 7, p. 149.
Meves, Fr. (1907), Spermiocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70, S. 414.
Morean, R. (1914), Recherches sur la reproduction des Mucorineae. La Bot., T. 13, p. 1.
Morgan, Th. H. (1909), A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exp. Zool., Vol. 7, p. 239.
Mulsow, K. (1913), Der Chromosomencyklus bei Ancyracanthus cystidicola Rud. Arch. f. Zellforsch., Bd. 9, S. 63.
Nachtsheim, H. (1913), Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). Arch. f. Zellforsch., Bd. 11, S. 169.

Nawaschin, S. (1898), Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium martagon und Fritillaria tenella. Bull. Ac. Petersburg, 5. Ser., Bd. 9, S. 377.
Oltmanns, Fr. (1899), Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora, Bd. 85, S. 1.
— (1922), Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl., Jena.
Prandtl, H. (1906), Die Konjugation zwischen Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk., Bd. 7, S. 229.
Reichenow, E. (1921), Die Hämococcidien der Eidechsen. Vorbemerkungen und I. Teil. Die Entwicklungsgeschichte von Karyolysus. Arch. f. Protistenk., Bd. 42, S. 179.
Rückert, (1894), Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte, Bd. 4.
— (1895), Über das Selbständigbleiben väterlicher und mütterlicher Kernsubstanzen usw. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45.
Schaudinn, F. (1900), Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 13, S. 197.
— (1905), Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1905.
Schleip, W. (1912), Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum nicrovenosum. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7, S. 87.
— (1913), Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergeb. Fortschr. Zool., Bd. 3, S. 165.
Schrader, F. (1923), Haploidie bei einer Spinnmilbe. Arch. f. mikr. Anat.
Schreiner, A., und K. E. (1906), Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis. Arch. f. Biol., Bd. 22, S. 419.
Schulze, B. (1927), Zur Kenntnis einiger Volvocales. Arch. f. Protistenk., Bd. 58, S. 508.
Seiler, J. (1917), Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. ind. Abstl., Bd. 18, S. 81.
— (1920), Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden II. Arch. f. Zellf., Bd. 15, S. 249.
— (1921, 1922), Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. III. Arch. f. Zellforsch., Bd. 16, S. 19 u. 171.
— (1925), 1. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Arch. d. Julius Klaus-Stiftung.
Smith, G. (1906), Rhizocephala. Fauna und Flora d. Golfs von Neapel, Monographie, Bd. 29.
— (1910), Studies in the experimental analysis of sex. I—VII. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 54, 55, 56, 57.
Strasburger, E. (1892), Schwarmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beiträge, Bd. 4.
— (1909), Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis. Histol. Beitr., Bd. 7.
Swarczewsky, B (1914), Über den Lebenscyklus einiger Haplosporidien. Arch. f. Protistenk., Bd. 33, S. 49.
Tischler, G. (1921), Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin.
Tröndle, A. (1911), Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 593.
Webber, H. I. (1901), Spermatogenesis and fecondation of Zamia. Bull. Dept. Agric. Washington.
Wenrich, D. H. (1916), The spermatogenesis of Phrynotettix magnus with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Coll., Vol. 60.
— (1917), Synapsis and chromosome organization in chortippus (Stenobothrus) curtipennis and trimerotropis suffusa (Orthoptera). Journ. Morphol., Vol. 29, S. 471.
Wettstein, F. v. (1920), Künstliche haploide Parthenogenese bei Vaucheria und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 38, S. 260.
— R. (1911), Handbuch der systematischen Botanik. 2. Aufl., Wien.
Wilson, E. B. (1905), The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. Journ. exp. Zool., Vol. 2, p. 371.
— (1905), The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. Journ. exp. Zool., Vol. 2, p. 507.
— (1905), The chromosomes in relation to the determination of sex in insects. Science, Vol. 22, p. 500.

Wilson, E. B. (1906), The sexual differences of the chromosomes in Hemiptera etc. Journ. exp. Zool., Vol. 3, p. 1.
— (1909), The „accessory" chromosome in Syromastes and Pyrrhocoris etc. Journ. exp. Zool., Vol. 6, p. 69.
— (1909), The chromosomes of Metapodius etc. Journ. exp. Zool., Vol. 6, p. 147.
— (1910), A new type of chromosome-combination in Metapodius. Journ. exp. Zool., Vol. 9, p. 53.
— (1911), A review of the chromosomes of Nezara with some more general considerations. Journ. Morphol., Vol. 22, p. 71.
— (1911), The sex-chromosomes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, S. 249.
— (1912), Observations on the maturation-phenomena in certain Hemiptera and other form. Journ. exp. Zool., Vol. 13, p. 345.
— (1925) The cell in development and heredity. 3. Aufl. New York.

C. Vererbung.

Abonyi, A. (1915), Experimentelle Daten zum Erkennen der Artemia-Gattung. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 114, S. 95.
Allen, Ch. (1924—26), Gametophytic inheritance in sphaerocarpus. I—III. Genetics, Vol. 9, 10, 11.
Baur, E. (1924), Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5./6. Aufl., Berlin, Bornträger.
Blakeslee, A. F. (1921), Types of mutations and their possible significance in evolution. Amer. Naturalist, Vol. 55, p. 254.
— (1922), Variations in Datura due to changes in chromosome number. Amer. Natur., Vol. 56, p. 16.
Bridges, C. B. (1913), Non-disjunction of the sex-chromosomes of Drosophila. Journ. exp. Zool., Vol. 15, p. 587.
— (1916), Non-disjunction as a proof of the chromosome theory of heredity. Genetics, Vol. 1, p. 1.
— (1917), Deficiency. Genetics, Vol. 2, p. 445.
— (1922), The origin of variation in sexual and sex-limited characters. Amer. Natur., Vol. 56.
— (1925), Sex in relation to chromosomes and genes. Amer. Natur., Vol. 56.
Boveri, Th. (1902), Die Konstitution der chromatischen Substanz. Jena.
Burgeff, H. (1914—15), Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens Kunze. I u. II. Flora, 107/08, I. p. 258, II. p. 353.
Correns, C. (1900), G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 18, S. 158.
— (1902), Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus. Bot. Zeitg., Abt. II, Bd. 60, S. 65.
— (1906), Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 24, S. 459.
— (1909), Vererbungsversuche mit blaß-gelbgrünen und buntblätterigen Sippen bei Mirabilis jalapa, Urtica pilulifera und Lunaria annua. Zeitschr. ind. Abst. und Vererbungsl., Bd. 1, S. 291.
— (1909), Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. ind. Abstl. u. Vererbungsl., Bd. 2, S. 331.
— (1913), Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 975.
— (1926), Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. Zeitschr. ind. Abst. und Vererbungsl., 1926. (Ber. d. 5. Jahresversamml. d. Ges. f. Vererbungsw. Hamburg.)
— u. Goldschmidt, R. (1913), Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin.
Crew, F. A. E. (1923), Studies in intersexuality. I. Proc. of the Roy. Soc. London (A u. B), 95.
Goldschmidt, R. (1923), Einführung in die Vererbungswissenschaft. 4. Aufl. Leipzig, Engelmann.
— (1920), Die quantitative Grundlage von Vererbung u. Artbildung. Berlin, Springer.
— (1920), Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Bornträger.
— (1920), Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 23, S. 1.
Hartmann, M. (1918), Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., Bd. 20, S. 1.

Janssens, F. (1909), La théorie de la chiasmatypie. La Cellule, T. 25, p. 386.
— (1924), La chiasmatypie dans les insectes. La Cellule, T. 34, p. 135.
Jennings, H. S. (1908 u. 1909), Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. Journ. exp. Zool., Vol. 6; II. Proc. Am. Phil. Soc., Vol. 47.
— (1909), Heridity and variation in the simplest organisms. Am. Nat., Vol. 43.
— and Lashley, K. G. (1913), Biparental interitance and the question of sexuality in Paramaecium. Journ. exp. Zool., Vol. 14.
Johannsen, W. (1903), Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena.
— (1915), Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre; Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation. Kultur d. Gegenwart, Allg. Biologie, Leipzig.
Jollos, V. (1913), Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl., Bd. 12.
— (1914), Variabilität und Vererbung bei den Mikroorganismen. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungsl., Bd. 12.
— (1921), Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. Protistenk., Bd. 43, S. 1.
— (1924), Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Arcellen. Arch. f. Protistenk., Bd. 49, S. 307.
Lang, A. (1914), Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena.
Marchal, El., et. Em. (1907), Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. d. l'Acad. Roy. d. Belg., T. 7.
— — (1906), Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mouses dioiques. Mém. couronné par la Cl. d. Sc.
Mendel, G. (1865), Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturf. Ver. Brünn, Bd. 10.
Morgan, Th. H. (1913), Heredity and sex. Columbia Univ. Press., New York.
— Bridges and Sturtevant (1919), Contributions to the genetics of Drosophila melanogaster. Publ. Carneg. Inst., 278.
— (1921), Die stoffliche Grundlage der Vererbung. (Deutsche Ausgabe von A. Nachtsheim.) Berlin.
— (1922), On the mechanism of heredity. Croonian Lecture Proc. Roy. Soc., Vol. 94.
— Sturtevant, Bridges and Muller (1923), The mechanism of mendelian heredity. Rev. Ed. New York.
Newell, W. (1915), Inheritance in the honey bee. Science, N. S. Vol. 5, p. 41.
Nilsson-Ehle, H. (1909), Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund.
Pascher, A. (1916), Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen, Chlamydomonas. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 5, S. 34.
Plough, H. H. (1917), The effect of temperature on crossing over in Drosophila. Journ. exp. Zool., Vol. 24, p. 147.
Schmankewitsch, W. (1875), Über das Verhältnis der Artemia salina M. Edw. zur Artemia Mühlhausenii M. Edw. und dem Genus Branchipus Schaeff. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, S. 103, Suppl. Heft.
— (1877), Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, S. 429.
Sutton, W. S. (1903), The chromosomes in heredity. Biol. Bull., Vol. 4, p. 231.
Tschermak, E. v. (1900) Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zeitschr. landw. Versuchsw. i. Österreich, Bd. 3.
Vries, H. de (1900), Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 18, S. 83.
Weismann, A. (1915), Vorträge über Descendenztheorie. 3. Aufl., Jena, Fischer.
Wettstein, F. v. (1924), Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Zeitschr. ind. Abstl. u. Vererbungsl., Bd. 33, S. 1.
Whiting, P. W. (1926), Heredity of two variable characters in habrobracon. Geneties, Vol. 11, p. 305.
— (1926), Two wing mutations in habrobracon and their method of inheritance. Am. Nat., Vol. 60, p. 443.
Winkler, H. (1916), Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8, S. 417.
Woltereck, R. (1909), Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., S. 234.
— (1911), Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften". Transmutation und Präinduktion bei Daphnia. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., S. 142.

D. Entwicklungsphysiologie.

Bautzmann, H. (1926), Experimentelle Untersuchungen zur Abgrenzung des Organisationszentrums bei Triton taeniatus. Roux's Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 108.

Biedl, A. (1922), Innere Sekretion, Bd. 1, 4. Aufl.

Boveri, Th. (1905 u. 1907), Zellenstudien, V und VI, Jena.

— (1910), Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. f. R. Hertwig, Jena.

— (1910), Über die Teilung zentrifugierter Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 30.

Conklin, E. G. (1917), Effects of centrifugal force on the structure and development of Crepidula. Journ. exp. Zool., Vol. 22.

Driesch, H. (1891/92), Entwicklungsphysiologische Studien I—VI. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53 u. 55.

— (1893), Entwicklungsphysiologische Studien. VII—X. Mittlg. Zool. Stat. Neapel.

— (1893), Zur Theorie der organischen Formbildung. Biol. Zentralbl., Bd. 13.

— (1894), Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig.

Dürken, B. (1919), Einführung in die Experimentalzoologie. Berlin, Springer.

Geinitz, B. (1925), Embryonale Tranplantation zwischen Urodelen und Anuren. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 106.

Hamburger, V. (1925), Über den Einfluß des Nervensystems auf die Entwicklung der Extremitäten von Rana fusca. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 105.

Herbst, C. (1892), Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. I. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55.

— (1893), Dasselbe, Mittlg. Zool. Stat. Neapel.

— (1901), Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.

— (1913), Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Tiere und der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 3.

His, W. (1874), Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig.

Korschelt u. Heider (1902), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena.

Mangold, O, (1920), Fragen der Regulation und Determination an umgeordneten Furchungsstadien und verschmolzenen Keimen von Triton. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 47.

— (1925), Hauptprobleme der Entwicklungsmechanik. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., Bd. 30, Akad. Verl. Leipzig.

Marx, A. (1925), Experimentelle Untersuchungen zur Frage der Determination der Medullarplatte. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 105.

Pézard, Sand und Caridroit (1926), Les hormones sexuelles et le gynandromorphisme chez les gallinacés. Arch. d. Biol., T. 36, p. 541.

Romeis, B. (1922), Versuche zur Isolierung des Schilddrüsenhormons. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 50.

Roux, W. (1895), Gesammelte Abhandlungen. Leipzig.

— (1905), Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vortr. u. Aufs. u. Entwicklungsmech., Heft 1, Leipzig.

Spemann, H. (1912), Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. Zool. Jahrb., Bd. 32, Abt. f. allg. Zool.

— (1918), Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo. I—IV. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 43.

— (1919), Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwissenschaften, Bd. 32.

— (1923), Vererbung und Entwicklungsmechanik. Dtsch. Ges. f. Vererbungswiss., Bd. 3; Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 33.

— (1924), Über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. Naturwissensch. Bd. 48.

— (1924), Vererbung und Entwicklungsmechanik. Naturwissensch., Bd. 12.

— u. Mangold, H. (1924), Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 100, 3/4.

Schulze, W. (1924), Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie. III. Über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 101.

Steinach, E. (1912), Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen. Pflügers Arch., Bd. 144.
— (1913), Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Centralbl. f. Physiol., Bd. 27.
Ubisch, L. v. (1925), Entwicklungsphysiologische Studien an Seeigelkeimen. III. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 124.
Weiß, P. (1925), Abhängigkeit der Regeneration entwickelter Amphibienextremitäten vom Nervensystem (den Begriff des „Gestaltungstonus"). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 104.
Wilson, E. B. (1896), On cleavage and mosaic work. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 3, S. 19—26.
— (1903), Experiments on cleavage and localization in the Nermatine eggs. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 16.
— (1904), Experimental studies in germinal localization. II. Experiments on the cleavage-mosaic in Patella and Dentalium. Journ. exp. Zool., Vol. 1, p. 2.

E. Evolution und Artbildung.

Baur, E. (1925), Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. Zeitschrift ind. Abstl. u. Vererbungsl., Bd. 37, S. 107.
Darwin, Ch., Entstehung der Arten.
Goldschmidt, R. (1923), Das Mutationsproblem. Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 30, S. 260.
Jollos, V. (1922), Selektionslehre und Artbildung. Jena.
Kühn, A. (1926), Grundriß der allgemeinen Zoologie. 2. Aufl. Leipzig.
Lamarck, Philosophie zoologique. Paris.
Naef, A. (1919), Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena.
— (1925), Über Morphologie und Stammesgeschichte. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 70.
— (1926), Zur Diskussion des Homologiebegriffes und seiner Anwendung in der Morphologie. Biol. Zentralbl., Bd. 46.
Plate, L. (1909), Der gegenwärtige Stand der Abstammungslehre. Leipzig.
— (1913), Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig.
Tammes, T. (1925), Mutation und Evolution. Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 36.
Tschulok, S. (1922), Descendenzlehre. Leipzig.
Weismann, A. (1902), Vorträge über Descendenztheorie. Jena.

VI. Reizerscheinungen.

A. Reizerscheinungen der Pflanzen und Protisten.

Benecke u. Jost (1923), Pflanzenphysiologie; II. Form- und Ortswechsel. Jena.
Blaauw, (1924), Licht und Wachstum. I. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6.
— (1925), Licht und Wachstum. II. Zeitschr. f. Bot., Bd. 7.
— (1918), Licht und Wachstum. III. Meddeel. v. d. Landbouwhoogsch., Bd. 15.
Boysen-Jensen (1910), Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avena-Keimpflanzen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 28.
— — (1913), Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avena-Kaleoptile. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 31.
Bozler, E. (1926), Reizphysiologische Untersuchungen an Paramaecium. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., Bd. 31, S. 124.
Brauner (1922), Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Bot., Bd. 14.
— (1927), Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus. Ergebn. d. Biol., Bd. 2, S. 95.
— (1925), Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64, S. 770.
Buder, J. (1917), Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 58, S. 105.
— J. (1918), Die Inversion des Phototropismus bei Phycomyces. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 36, S. 104.
— Joh. (1920), Neue phototropische Fundamentalversuche. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 38, S. 10.
Cholodny (1926), Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 65.
Darwin, C., et F. (1880), The power of movement in plants. London.

Fitting, 1903), Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38.
— (1905/06), Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiol., Bd. 4/5.
— (1907), Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenorganen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44.
Gradmann (1925), Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64.
v. Guttenberg, H. (1920), Der heutige Stand der Statolithentheorie des Geotropismus. Naturwissensch., Bd. 8, S. 571.
Haberlandt (1890), Das reizleitende System der Sinnpflanze. Leipzig.
— (1903), Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38, S. 47.
Jennings, H. S. (1910) (übersetzt von E. Mangold), Das Verhalten der niederen Organismen. Leipzig, Berlin.
Knight, Th. A. (1806), On the direction of the radicle and germen during the vegetation of seeds. Philos. transact. of the Roy. Soc. of London, part 1, p. 99. Übersetzt: Osw. Klassiker: Nr. 62, Leipzig 1895.
Kühn, A. (1919), Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena, G. Fischer.
Metzner, E. (1923), Studien über die Bewegungsmechanik der Spermatozoiden. Beitr. z. allg. Bot., Bd. 2, S. 436.
Němec, B. (1901), Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, S. 80.
— (1904), Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. 17, S. 45.
Oltmanns, F. (1897), Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 83, S. 1.
Paál (1918), Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 58.
Pfeffer, W. (1893), Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verh. d. Ges. Dtsch. Naturf. u. Ä, Bd. 65, Verb. I, 68.
— (1904), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 2.
Piccard, A. (1904), Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, S. 94.
Pringsheim, C. G. (1912), Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin.
Renner, O. (1922), Die Wachstumsreaktion bei Licht und Schwerkraftreizung. Zeitschr. f. Bot., Bd. 14, S. 449.
Ricca (1916), Soluzione d'un problema di fisiologica. N. giorn. Bot. Ital., Vol. 23.
— (1916), Solution d'un problème de physiologie. Arch. Ital. de Biol., Vol. 65.
— (1926), Transmission of stimuli in plants. Nature.
Rothert (1896), Über Heliotropismus. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 7.
Rutten-Peckelharing, C. J. (1910), Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. trav. bot. néerl, T. 7, p. 241.
Sachs, J. (1865), Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig.
Snow (1923), The conduction of geotropic excitation in roots. Ann. of Bot., Vol. 37.
— (1924), Further experiments on the conduction of tropic excitation. Ann. of Bot., Vol. 38.
— (1925), Transmission in stimuli in plants. Nature, Vol. 115.
Stark, P. (1917), Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 57, S. 189.
— (1917), Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot.
— (1921), Studien über traumatotropische und haptotropische Reizleitungsvorgänge. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 60.
— (1924), Geotropische Reizleitung bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 42.
— u. Drechsel (1922), Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 61.
— (1927), Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. Ergebn. d. Biol., B. 2, S. 1.
Tayior, C. V. (1920), Demonstration of the function of the neuromotor apparatus in Euplotes by the method of microdissection. Univ. Cal. Publ. Ziol., Vol. 19, Nr. 13.
Went, F. W. (1926), Über Stoffe, die das Wachstum im Coleoptil von Avena sativa beschleunigen. Akad. Wetensch. Amsterdam, Bd. 35, p. 723.
Zimmermann, W. (1927), Die Georeaktionen der Pflanze. Ergebn. d. Biol., Bd. 2, S. 116.
Zollikofer, K. (1918), Untersuchungen zur Statolithentheorie I und II. Beitr. z. allg. Bot., Bd. 1, S. 339.

B. Reizerscheinungen der Tiere.

Adrian, E. D. (1912), On the conduction of subnormal disturbances in normal nerve. Journ. of Physiol., Vol. 45.
— (1914), The all-or-none principle in nerve. Journ. of Phys., Vol. 47, p. 460.
— and Forbes, A. (1922), The all-or nothing reponse of sensory nerve fibres. Journ. of Phys., Vol. 56, p. 301.
— and Zotterman, Y. (1926), The impulses produced by sensory nerve-endings. II. The response of a single end-organ. Journ. of Phys., Vol. 61, p. 151.
Apathy, St. (1897), Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 12, S. 495—748.
Bayliss, W. M. (1926), Grundriß der allgemeinen Physiologie, 3. Aufl. Berlin, Springer.
Beer, Bethe und Uexküll (1899), Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Biol. Zentralbl., Bd. 19, S. 517.
Bethe, A. (1897, 1898), Das Zentralnervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 51.
— (1903), Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig.
— (1908), Ein neuer Beweis für die leitende Funktion der Neurofibrillen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 122.
— und Mönckeberg (1899), Die Regeneration der markhaltigen Nerven etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.
Boeke, J. (1921), Nervenregeneration und verwandte Innervationsprobleme. Ergebn. d. Phys., Bd. 19, S. 448.
Bozler, E. (1926), Sinnes- und nervenphysiologische Untersuchungen an Scyphomedusen. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C, Bd. 4, S. 37.
— (1926), Weitere Untersuchungen zur Sinnes- und Nervenphysiologie der Medusen. Erregungsleitung, Funktion der Randkörper, Nahrungsaufnahme. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C, Bd. 4, S. 797.
— (1927), Untersuchungen über das Nervensystem der Coelenteraten. I. Teil: Kontinuität oder Kontakt zwischen den Nervenzellen? Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B, Bd. 5, S. 244—262.
Braus, H. (1911), Die Entstehung der Nervenbahnen. Verh. d. Ges. Dtsch. Naturf. u. Ärzte.
Brücke, E. Th. v. (1921), Zur Theorie der intrazentralen Hemmung. Wien. klin. Wochenschr., Jahrg. 34.
Buddenbrock, W. v. (1924/25), Grundriß der vergleichenden Physiologie, I u. II. Berlin, Bornträger.
Davis, Forbes, Brunswick and Hopkins (1926), Studies of the nerve impulse, II. Am. Journ. Physiol., Vol. 76, p. 448.
Downing, A. C. R. W. Gerard and Hill, A. V. (1926), The heat production of nerve. Proc. Roy. Soc., c. B., Vol. 223.
Frisch, K. v. (1924), Sinnesphysiologie der Wassertiere. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 29. Jahresvers., S. 21, Berlin.
Fröhlich, F. W. (1904), Die Verringerung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung durch Narkose und Erstickung des Nerven. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. 3, S. 455.
— (1912), Über die Beziehungen zwischen Dekrement und Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im narkotisierten Nerven. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. 14, S. 55.
— Nervensystem (Physiologie des Nervensystems). Handwörterb. d. Naturwissensch., Bd. 7, S. 140.
Garten, S. (1907), Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Gräfe-Sämisch Handb. d. ges. Augenheilk., Teil I.
Gerard und Meyerhof (1927), Über die mit der Nervenerregung verknüpften chemischen Vorgänge. Naturwissensch., Bd. 15, S. 538.
Gurwitsch, A. (1913), Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena.
Haberlandt, L. (1911), Über den Gaswechsel des markhaltigen Nerven. Arch. f. Phys., S. 419.
Harrison, R. S. (1911), The outgrowth of the nerve fiber as a mode protoplasmic movement. Journ. of exp. Zool., Vol. 9, p. 787.
Hecht, S. (1919—1920), The photic sensivity of Ciona intestinalis The effect of temperature on the latent period in the photic response of Mya arenaria. The nature of the latent period in the photic response of Mya arenaria. Sensory equilibrum and dark adaptation in Mya arenaria. Intensity and the process of

photoreception. The photochemical nature of the photosensory process. Journ. of gen. Physiol.
— (1925), Zur Photochemie des Sehens. Naturwissensch., Bd. 13, S. 66.
Heidenhain, M., Plasma und Zelle.
Held, H. (1909), Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig.
Hesse, R. (1900), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindungen bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 68.
— (1912), Nervensystem. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 7, S. 118.
— (1913), Sinnesorgane, Anatomie. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 9, S. 31.
Kries, J. v. (1923), Zur physiologischen Farbenlehre. I. Duplizitätstheorie. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., Bd. 70.
Kato, G. (1924), The theory of decrementless conduction in narcotised region of nerve. Nankodo, Tokio.
— (1926), The further studies on decrementless conduction. Nankodo, Tokio.
Koehler, O. (1922), Über die Geotaxis von Paramacium. Arch. f. Protistenk., Bd. 45.
Kühn, A. (1919), Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena.
— (1926), Grundriß der allgemeinen Zoologie. 2. Aufl., Leipzig.
Loeb, J., Die Tropismen. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., Bd. 4.
Nernst, W. (1908), Zur Theorie des elektrischen Reizes. Pflügers Arch. f. Phys., Bd. 122, S. 275.
Pawlow, J. P. (1926), Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren. München, J. F. Bergmann.
Parker, G. H. (1919), The elementary nervous system. Philadelphia and London.
— (1925), The excretion of carbon dioxide by frog nerve. Journ. gen. Phys. Vol. 8, p. 21.
Piper, H. (1908), Über die Leistungsgeschwindigkeit in den markhaltigen menschlichen Nerven. Pflügers Arch., Bd. 124.
Ramon y Cajal, S. (1909), Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Paris.
Retzius, G. (1890), Biologische Untersuchungen. N. F., Bd. 1.
Schneider, K. C. (1909), Praktikum der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, G. Fischer.
Szymanski, J. S. (1913), Ein Versuch, die für das Liebesspiel charakteristischen Körperstellungen und Bewegungen bei der Weinbergschnecke künstlich hervorzurufen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 149, S. 471.
Thunberg, T. (1904), Mikro-respirometrische Untersuchungen. Zentralbl. f. Physiol., Bd. 18, S. 553.
Trendelenburg (1911), Die objektiv feststellbaren Lichteinwirkung auf die Netzhaut. Ergebn. d. Physiol., Bd. 11.
Uexküll, J. v. (1909), Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.
Verworn, M. (1914), Erregung und Lähmung. Jena, G. Fischer.
Weizsäcker, V. v. (1926), Einleitung zur Physiologie der Sinne. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol., Bd. 2.

Register.

(Die Seitenzahlen der Abbildungen sind durch *Kursivdruck* kenntlich gemacht.)

A.

abhängige Differenzierung 578.
abortive Zellen bei der Eireifung 415.
Abramis brama, Retina *673*.
Absorptionsspektren der Methylchlorophyllide *221*.
Achromatin 69, 70.
achromatisches Kerngerüst 267.
achromatische Teilungsstrukturen 266, 281, 285, 296—307, 383.
Achlya polyandra, Kernteilung mit Centrosom *277*.
Achsenstäbe 152.
Actinophrys sol, Anisogamie 488.
Fortpflanzung 391, 392.
Generationswechsel 392.
Geschlechtsbestimmung 503, 505.
geschlechtliche Fortpflanzung 432, 437, 451.
Kernteilung *301*.
Pädogamie 430.
Polkappen 300.
Reduktionsteilung *473*, 474, 475.
Unsterblichkeit 499.
Actinosphaerium, Axopodien *128*.
Fortpflanzung 391.
Generationswechsel 352.
Polkappen 300.
Adaption (optische) 669, 670.
chromatische 226, 227.
Adiantum cuneatum,
Spermatozoiden, Bewegung *148*, 157, 158.
Adoralzone 139.
Adoxa moschatellina,
Reduktionsteilung 472.
Adsorption 48.
Adsorptionsgesetz 47.
Adsorptionsverbindungen 48.
Adsorptionswärme bei der Muskelkontraktion 189.
Aecidien 454.
Aecidiosporen 455, 456.
Aeolosoma, Generationswechsel 390.
aërob 242.
agam 316, 317, 328, 354.
agame Generation 352.
Agametangien 328, 329.
Agameten 316, 328, 332, 350, 352.
Agamogamie 37.
Agapanthus floridus, Zellkern *68*.
Aggregata Eberthi, Kern *74*, 310.
Kernteilung *291*, 293.
Vermehrung 327.
Zerfallsteilung *326*.
Aglaozonia 355.
Generationswechsel 356, 357.
Vermehrung 330, 333.
Zoosporenbildung *329*.
Akineten 328, 329.
Aktionsstrom 687.
akzessorische Nährstoffe 249.
Alanin 248.
Albumosen 248.
Alciopa, Auge *662*.
Algen, Chloroplasten 82—85.
Alkali-Globuline 262.
Alkoholgärung 256.
alkoholische Gärung 204.
Allelomorph 527.
Alles- oder Nichtsgesetz 656, 687—689.
Allium Cepa, Zellkern *68*.
Wurzeln, Kernteilung *271*.
Allium bulbiferum, Zellkern *68*.
alloplasmatische Organellen 87.
Altern 406—410.
alveolarer Kerntypus 75.
Alveolärsarum 60, 151.
Amblystoma tigrinum
neotenische Larve *613*.
Schilddrüsenhormone 612, 613.
Ameisenperoxyd 228.
ametabol 87.
amiktisch 396, 397.
Amidasen 245.
Amidoorganismen 247.
Aminosäuren 31, 239, 247, 248.

Amitose 266, 273, 280, 307—309.
Ammoniak 252.
Ammoniakdüngung 238.
Ammoniakorganismen 247.
Amoeba Blattae, Bruchsackpseudopodien 122.
Amoeba cristalligera, Bewegung *121*.
Zellkern *72*.
Amoeba diploidea. Geschlechtliche Fortpflanzung 425, *426*, 428, 429.
Amoeba limax 120, 121, *129*.
Amoeba limicola, Ausbreitung des Protoplasmas auf Wasser 42.
Amoeba polypodia, Pseudopodienbildung 129.
Bewegung 129.
Amoeba proteus 120.
Bewegung *123*, 129.
Pseudopodien 129.
Pseudopodien kernloser Fragmente 131.
potentielle Unsterblichkeit 409.
Amoeba radiosa 120.
Barriereströmung 124.
Plasmastruktur 61—64.
Pseudopodienbildung 127, 129.
Quellung und Entquellung *62*, *63*.
Amoeba terricola
Binnenkörperchen *68*.
Kernteilung 280, *283*.
Nahrungsaufnahme *210*.
Amoeba verrucosa 120.
Barrierebildung *124*.
Bewegung 123, *124*, 135.
Nahrungsaufnahme 208, *209*.
Querschnitt *57*.
Amöben, Zellteilung 317, 318, 324.
Bewegung 121, 123, 132, 136.
morphologische Differenzierung 24.
Nahrungsaufnahme *213*.
Amphibien, Blastula 575.
Amphimixis 421, 449, 464, 493, 494, 499.
Amphinukleolus 71.
Amphioxus 619.
Amylase 245.
anaërob 242.
Analin 31.
Anaphase 269, 270, 274, 284.
Ancyracanthus cystidicola, Geschlechtschromosomen 482.
Spermatiden *482*.
Androgamet 431.
Androgenese 343.
Angiostomum nigrovenosum.
Geschlechtschromosomen 484, 487.
Geschlechtsbestimmung 505.
Reifeteilung *486*.
animale Hälfte der Blastula 572.
anisogam 422, 429.
Anisogamie 488.
Anneliden, Auge *661*.
Generationswechsel 360, 396.
Reflexapparat *681*.
Anodonta, Flimmerzellen im Darm *161*.
Muskelzellen *175*, *176*.
Sperma 103, *104*.
Anordnung der Keimzellen 334.
Anorganische Salze der Zelle 35.
Anpassung an Gifte 522.
Antennaria alpina, Parthenogenese 343, 344.
Antennaria dioica, Embryoentwicklung *344*.
Antheridien 356, 357, 440—444.
Antipoden 439.
Aphis saliceti, Geschlechtschromosomen 483.
Reduktionsteilung *485*.
Apparat für Druckversuche *39*.
Äquatorialplatte 269, 270, 469.
Äquationsteilung 469.
Arcella, Bewegung 195.
Chromidien *80*.
Archegonien 357.
Arktein 32.
Artemia mühlhauseni, Variabilität 515, 516.
Artemia salina, Keimentwicklung 607.
Modifikationen *516*.
Parthenogamie *455*.
Parthenogenese 345.
Variabilität 515.
bivalens, geschlechtliche Fortpflanzung 454.
Arthropoden, Chitinskelett 90, 98.
chemische Sinnesorgane *658*.
Artspezifität der Fette 247.
Ascaris megalocephala.
Ballei *596*, *599*.
Dispermie *598*.
Epithelmuskelzelle *172*, *173*, *174*.
Furchung *340*, *341*, *595*, *597*.
Glykogenzersetzung 258.
intramolekulare Atmung 255.
Kleinbahn 340.
Kern *88*.
Kernteilung *269*, 270, *282*, 291—293.
Reifeteilung *414*, 418, *419*, *420*.
Spermatocyten *296*.
bivalens, Befruchtung durch *univalens* *286*.
univalens 286, *289*, *290*.
Aschensubstanzen des Protoplasmas 214.
Aschenbestandteile der Zelle 35.
Ascogon 441, 443.
ascogene Hyphen 443.
Ascosporen 444.
asexuelle Speziesform 618.
Asparagus officinalis, Chondriosomen *85*.
Aspergillus niger, Atmung 251.
Ernährung 243.
osmotischer Druck 49.
Asplenium adiantum nigrum.
Sporangium *330*.
Assimilate der Photosynthese 223, 243.
Assimilation 204, 205, 213—249, 259.
Ausbeute 232.
Hemmung durch Blausäure 229.
photochemische Reaktion 229—231.
Quotient 222, 223.
-versuch 218, *219*.
Assoziationsneurose 684.
Aster 269.

Asterias glacialis.
Befruchtung *417.*
Centren im Ei *307.*
Reifeteilung des Eies *413.*
Vielpolige Spindeln im Ei *306.*
Unreifes Ei *412.*
Astrantia major, Kollenchym *113.*
Astrorhizinen, Schalenbildung 94.
Astrosphären 386.
Atmung 204, 250—255.
anaërobe — 250, 255.
Blausäurewirkung 253, 254.
Enzymhypothese 254.
Fermente 254.
innere 204.
intramolekulare 250, 255.
Narkotikawirkung 252—254.
Theorie 252—254.
der Wirbeltiere 260.
Augen, Regeneration 609.
Ausbreitungssatz bei Flüssigkeiten 42.
Auslösungen 15.
Außenkern 78, 280.
Austauschwerte 546—548, 551.
Autogamie 451, 452, 507.
Automixis 421, 422, 432, 449—458.
autotroph 233, 237, 242, 243, 245.
Avena, Decapitationsversuch 639.
Phototropische Krümmung 638.
Axon 64, 677.
Axopodien 128.
Azotobacter chroococcum 242.
azyklisch 396.

B.

Bacillus acidificans longissimus, Gärung 258.
Bacillus amylobacter, Kern *77.*
Bacillus Bütschlii, Chromatinkörner *78.*
Bacillus butilicus, Gärung 257.
Bacillus lactis acidi, Gärung 258.
Bacillus radicosus, Chromidialkern *77.*
Bacillus ramosus 235.
Bacillus mycoides 77.
Bacterium coli, Ernährung 247.
Bacterium methanicum 237.
Bacterium oligocarbonicum, Ernährung 243.
Bacterium radicicola 240, 241.
Bakterien 22.
Chemotaxis *648.*
Kerne 76, 77, 79.
-methode nach Engelmann 218, 219.
Ballei 596—597, 599, 603.
Barriereströmung 124.
Basalkörperchen (der Geißeln) 85, 138, 139, 142—148, 150, 151, 274.
Basalsaum 139.
Basidiospore 458.
basophile Substanz 73.
Bastardierung 523 ff.
Bastfaserbündel *113.*
Bastzellen 112, 113, 114.
Bauchmark 684.
Befruchtung 15, 263, 264, 316, 412—421, *438,* 492, 493—514.
Beggiatoa 235.
Beggiatoa alba 236.
Beggiatoa mirabilis 236.
Beloides firmus 90.
Beri-Beri-Krankheit 249.
Beroe ovata 157, 160.
Biegungsfestigkeit 115, 116.
Biene, Reifeteilung *478, 479,* 480.
Binnenkörper 71, 73, 74, 76, 279, 280.
Binomialkurve 518.
Biogenesis-Theorie 571.
Biogenmolekül 27, 28, 66.
biogenetisches Grundgesetz 622.
Biologie, Definition 11, 17.
Blaauwsche Theorie 629, 641—645.
Blackmansche Reaktion 229—231.
Blaps, Chondriosomen *65.*
Bläschenkern 75.
Blastocöl 573.
Blastomeren 295, 296.
Blastula 572 ff.
Blatthälftenmethode 220.
Blaualgen (siehe Cyanophyceen).
Blausäure, Einfluß auf die Assimilation 229.
Blepharoplast 85, 138, 145, 149.
Blutegel, Neuronen *677.*
Blutkörperchen,
rote, fibrilläres Innenskelett 110.
weiße, Nahrungsaufnahme 208.
Boehmeria nivea, Bastzellen 112.
Bombinator pachypus
Keime 583.
Schilddrüsenhormone 611, 612.
Bombus, Ovariumkern *75.*
Bosmia longicornis, Generationswechsel 396.
Bougainvillea 359.
Brennessel, Bastzellen 112.
Brownsche Molekularbewegung 45.
Bruchsackpseudopodien *41,* 122, *123,* 131.
Bryonia, Geschlechtsvererbung 554—555.
Bryum caespititium, Geschlechtsvererbung 562.
Bufo-Larve, Flimmerepithel *140.*
Bukettstadium 466, 474, 475.
Bunsen-Roscoesches Gesetz 668.
Burmannia, Samenanlagen 439.
Bursaria truncatella, Membranelle *139.*
Buthylalkohol-Gärung 275.
Buttersäuregärung 257.

C.

Caeoma 455, 456.
Calcium 216.
Callianira, Statocyste *658.*
Canthocampus staphylinus
Ovarium und Ovidukt *342.*
Carboxylase 256.
Carchesium, Cytopharynx *210.*
Myoneme 166.
Nahrungsaufnahme 211.

Carcinus maenas, Reflexbogen *691*.
Carex, Blattquerschnitt *116*.
Carex glauca, Rhizomquerschnitt *117*.
Caryolysus, Reduktionsteilung 475, 476.
Caryosom 310.
Caulerpa prolifera, Habitus *22*.
„Blatt"-Querschnitt *23*.
Cellulase 245.
Centralspindel 267, 269, 270, 273, 274, 278, 299.
Centriol 85, 139, 143, 145, 270, 273, 278, 298, 299, 300.
Centrodesmosen 143, 144, 145, 149, 151, 153, 276, 299.
Centronucleus 277, 310.
Centropyxis aculeata, Kernteilung 277.
Centrosom 73, 84, 85, 270, 273, 277, 298, 299, 300, 383, 416, 417, 418.
Centrosphäre 267, 299.
Centrum (Teilungs-), 266, 270, 276—280, 285, 296—307, 383.
intranukleäres 277, 310.
Ceramium, Chromatophor *82*.
Cercomonas, formbildende Fibrillen *160*.
Cerebratulus, Teilungscentrum 305.
Chara foetida, Plasmaströmung *3*.
Zellkern *68*.
Chemorezeptoren 659.
Chemosynthese 204.
des Stickstoffs 233, 234.
Chemotaxis 131, 648.
Chemotropismus 630.
Chiasmatypie 552, 554.
Chilodon uncinatus
Konjugation *444*, *445*, 446.
Makronukleus 308.
Teilung 321.
Chilomastix aulastoni 56, 88.
Bildung der Geißel 145.
Chironomus-Larve, Muskelfasern 182.
Chlamydomonas, Gameten 332.
Geschlechtliche Fortpflanzung 429.
Mendelspaltung 538, *539*, 540.
Chlamydomonas media, Fortpflanzung 390, *391*, 392.
Chlamydomonas Braunii, Anisogamie *429*.
Chlamydophroys minor, Knospungsteilung *321*.
Chlamydophrys Schaudinni, Kernteilung *303*.
Chlorella 24.
Assimilation *228*.
Chlorogonium elongatum
agame Fortpflanzung *333*.
Befruchtung *437*.
Chromatophoren 81.
Fortpflanzung 333, 390, *436*.
Gameten 332.
Geschlechtstrennung 491.
Chlorohydra viridissima, Knospung 410.
Chlorophyll 33, 84, 216, 220, 222.
Chlorophasten 81—83, 217, 239.
Chlorose 220.
Cholesterin 31.
Chondriokonten *66*.
Chondriomiten 64, 65.
Chondriosomen 64, *65*, 83.
Chromatin 69, 70, 72, 73, 267, 270.
chromatische Granula 75.
Chromatinnukleolen 71.
chromatische Adaption 226, 227.
Chromatium Okeni 155, *156*, 235.
Chromatophoren 81—83, 217, 220, 239.
Chromidien *79*, 80, 310.
Chromidialkern *77*.
Chromidialnetz 79.
Chromomeren 283, 293.
Chromoplasten 81—83.
Chromosomen 21, 67, 73, 266, 267, 269, 270, 273, 275, 276, 280—296,
-bildung aus Nukleolen 76.
Form 293, 294.
-garnitur 286, 293, 535.
Größe 293, 294.
Individualität 288—293.
-karte 552.
Längsspaltung 276, 284.
-mutation 565—567.
Paarung 471—474.
Querspaltung 284.
Spiralstruktur 282.
-substanz 267.
-tetraden 412, 469.
Teilung 285 383
-theorie des Mendelismus 535—542.
Tochter- 273.
-verteilung in bispermen Eiern 295.
-Wertigkeit 294—296.
Zahlenkonstanz 285—287.
Ciliaten, Teilung 317, 319, 320.
Cilien 136, 139, 153—159.
Ciona intestinalis
Reaktion auf Lichtänderung 667, 668.
Cladoceren, Generationswechsel 396, 397. 400—403.
Cladophora, Chloroplasten *82*.
Clepsidrina munieri, Bewegung *192*.
Climacostomum virens, Myonem *169*.
Closterium moniliferum, Gleitbewegung *193*.
Clostridium Pasteurianum 242.
Gärung 257, 258.
Coccidien, Chromosomenspaltung 285.
Gleitbewegung 191.
Oogamie 490.
Reduktionsteilung 475, 476.
Zellkern 75.
Condriokonten 64.
Cölenteraten, Generationswechsel 360.
Coleus Rehneltianus, Wundgewebe *376*.
Collenchym *113*.
Collodictyon triciliatum, Centrosom *278*.
Kernteilung *278*.
Collozoum inerme 311.
Kernteilung *276*.
Cölom 574, 576.
Colpidium, Pelliculabildung 88.
Comeotides crinitus 90.
Copepoden, Anordnung der Gonaten 341.
Cornea des Menschen, Epithel 20.
Coronella austriaca, Spermien *105*, 106, 107.

Crataegus coccinis, Chromoplasten *83*.
Crossing-over 546, 548—554.
Ctenodrilus, Generationswechsel 396.
Ctenophoren, Bewegung 195.
Cutleria multifida
Gametenbildung 332.
Gametophyt *356*.
Generationswechsel 356, 357.
Sporophyt *355*.
Cucurbita pepo, Haarzelle *58*.
cyanophile Granula 71.
Cyanophyceen 22.
Chromatophoren 81.
Gleitbewegung 191, 194.
Zellkern 79.
Zellstruktur 78.
Zellschema *79*.
Cyclops brevicornis, Furchung *427*, *428*.
Cyclops viridis, Furchungsteilungen 292.
Gonomere Kernteilung *428*.
Kernteilung 293.
Cycloposthium bipalmatum
Befruchtung *450*.
Cyclospora caryolytica, geschlechtl. Fortpflanzung *435*.
Cylindrocystis Brébissonii
Geschlechtliche Fortpflanzung 422, 423, 424, 428.
Reduktionsteilung *423*.
Cypris, Eireifung *308*.
Cystenbildung der Protisten 90, 98.
Cystin 32.
Cytaster 304.
Cytocentren 297.
Cytogonie 316, 317 ff., 351.
Cytoplasma 21.
Cytolyse 379, 382.
Cytopharynx 210.
Cytostom 210.

D.

Daphnia longispina, Generationswechsel 401.
Daphnia magna, Generationswechsel 401, 402.
Daphnia pulex, Generationswechsel 396, 401.
Darwinismus 625.
Dasyladus clavaeformis, physiologische Anisogamie 488.
Datura, Chromosomenmutation 567.
Dauermodifikation 522—523.
Decapoden, Skelett der Spermien 107.
Deduktion 5, 8, 9.
Degeneration 407, 409.
Dehnbarkeit mechanischer Zellen 115.
Dekrement 681, 688, 689.
Dentalium
Keimentwicklung *593*, 594, 595, 600—602.
Trochophora-Larve *594*.
Depression, physiologische 407, 409.
Desmidiaceen, Gleitbewegung 191, 193.
Teilung 317, 318.
Deszendenz 264.
Deszendenztheorie 621.
Determination 600, 604.
Determinationsproblem 571, 572.
Diakinese 467, 475.
Dialyseflasche *31*.
Diastase 244—246.
Diaster 269.
Diatomeen, Gleitbewegung 191, 194, 195.
Teilung 317, 318.
Diaulula, Centrosom, Teilung *298*.
Dictyota dichotoma, Generationswechsel 355.
Gametenbildung 332.
Thallusquerschnitt *354*.
Dicyema, Weibchen *334*.
Didinium nasutum
Wanderkern *449*.
stationärer Kern *449*.
Differenzierung, abhängige 578.
Diffusion durch semipermeable Wände 50.
Difflugia lobostoma 195.
Bewegung 195.
Schalenbildung 21.
Dihybriden 529—532, 537, 538.
Dimorpha mutans, Centrosom *84*.
Geißelbildung 143.
Zellkern 71.
diploid 285, 293, 296, 350, 351, 412, 465 ff.
Diplophase 354.
Diplodinium ecaudatum 103.
Makronukleus *68*.
Diplosom 85, 139, 151, 274, *275*, 300.
Disaccharide 33.
Spaltung durch Enzyme 246.
disperse Phase 45.
Dispersionsmittel 45.
disperm 295, 598.
Dispirem 269.
Dissimilation 204, 205, 259.
Dissoziationskurve reinen Hämoglobins *261*.
von Blut *261*.
von Oxyhämoglobins *261*.
Dytiscus marginalis, Muskelfaser *181*.
Dominanz 528.
Doppelfäden 267.
doppelte Befruchtung 440.
Dottersack, primärer 593, 594.
Drehpunkt 560.
Drohnen, Vererbung 541.
Dromia vulgaris, Spermium *109*.
Drosophila melanogaster
Chromosomen *542*.
Chromosomenkarte *553*.
Chromosomenmutationen 561, *566*, 567.
Geschlechtsgebundene Faktoren 543.
Mutationen 563—564.
Nichttrennen 545.
Vererbung, allgemein 543—548, *549*.
Drüsenzellen, Kerne 75.
Dünndarmsekret 246.
Duplizitätstheorie des Sehens 672.
Dynamik 18.

dynamisches Gleichgewicht 12, 14.
Dysenterieamöben, Randwinkel 41.

E.

Echinocyanus pusillus
Keimentwicklung *579.*
Echinodermen, Ei, Kernteilung 285.
Echinomera hispida 90.
Geschlechtliche Fortpflanzung *434,* 435.
Oogamie 490.
Echinus esculentus, Parthenogenese *381.*
Echinus microtuberculatus
Furchungsteilung *297.*
Eifragmente, Entwicklung *367.*
Eckenkollenchym 114.
Ectocarpus siliculosus
Parthenogenese 346.
physiologische Anisogamie 488, *489.*
relative Sexualität 509—511.
Edelfette 34.
Eieralbumin 33.
Eimeria gadi, Chemie des Kerns 67.
einkernige Zelle 26.
Eisen 216, 222.
Eisenbakterien 233, 236.
Eiweiß, -abbau 252.
-assimilation bei Tieren 248.
-bildung 239.
-körper 30—32, 250, 251.
lebendes — 27, 28.
-organismen 247.
Ektoderm 574, 580.
Ektoenzyme 244.
Ektoplasma 57, 120.
ektoplasmatische Barriereströmung 125.
Elastizität, der mechanischen Zellen von Pflanzen 114.
des Protoplasmas 37.
Elementararten 521.
Elemente, für den Organismus notwendige 29.
Embryosack 315, 439.
Empfängnishügel 415.
Empfindungen 665.
Empfindungsmodalitäten 665.
-qualitäten 665.
Emulsion 44.
Emulsoiden 46.
Enchylema 60 ff.
Encyrtus fuscicollis, Polyembryonie 399.
Endomixis 496.
endonome Bewegungen 630.
Endosperm 439.
Energide 26.
Energiewechsel 12, 14, 17, 18, 263.
Engelmannsche Bakterienmethode *219.*
Entamoeba histolytica 41, 57.
Bruchsackpseudopodien *122.*
Entamoeba Blattae, Zellkern 72, *74.*
Bewegung 122.
Entoderm 574, 580.
Entoenzyme 244.
Entoplasma 56, 57.
Entwicklung 570.
Entwicklungsmechanik 571.
Enzyme 244, 245.
Ephelota Bütschliana, multiple Knospung *322.*
Ephydatia fluviatilis, Gemmulae *347.*
Epigenesis 577, 603.
Epithelmuskelzelle 163.
Equisetum, Geschlechtsumwandlung 502.
Reifeteilung *302.*
Erbanlagen 21, 266, 526.
Erbformel 527.
Erbse, Bakterieninfektion *241.*
Ereptase 245.
Erhaltungsstoffwechsel 204.
Ermüdung der Muskeln 185.
Erythrocyt *110.*
Essigsäuregärung 258.
Esterasen 245.
Euastrum, Bewegung *193.*
Eudendrium racemosum, Oocyten *336.*
Eudorina elegans 371, 498.
Fortpflanzung *323,* 329, 335, 391, 392, 437.
Geschlechtsbestimmung 500.
Kernteilung 277, *279.*
Kern-Plasma-Relation 371, 372.
Teilungsrate 410.
Vielfachteilung 322—324.
Unsterblichkeit 497—499.
Euglena, Ernährung 243.
Geißeln *141,* 142.
Euglypha, Filopodien *125.*
Teilung 322.
Schalenbildung 91.
Euphorbia latyris, Leukoplasten *83.*
Euplasmatische Organellen 87.
Evolution 264, 577, 603.
exakte Induktion 6, 7.
Exogastrula 607.
experimentelle Biologie 6.
extranukleäre Centren 275.

F.

Farbensehen 672.
Farne, Generationswechsel 358.
Sporenbildung 331.
Fechner-Webersches Gesetz 653, 654, 666, 667.
Fermente 244, 245.
Fette 31, 250.
Artspezifität 247.
-veratmung 250, 251.
als Tiernahrung 246.
Fibrillen (der Muskeln) 175—178.
fibrilläre Skelettelemente 100.
Fibrillärtheorie des Plasmas 59.
Filial-Generation 524.
Filopodien 126.
Flagellaten, Bildung der Geißel *144.*
Teilung 317.
Fledermaus, Motorische Platte *676.*
Flimmerzellen 139, 150, 151, 160.
Formaldehydhypothese 227.
Formverwandtschaft 620.

Formwechsel 12, 14, 17, 18, 263, 265.
Foraminiferen, Randwinkel des Protoplasmas 37, 41.
Schale 37, 90—98.
Teilung 324.
Fritillaria imperialis, freie Zellbildung im Endosperm *315*.
Frosch, Nervenplexus aus dem Gaumen *678*.
Spinalganglienzelle *677*.
Fruktose 33.
Fucus, Gametenbildung 332.
Spermatozoid *138*.
Fuligo varians, chemische Analyse 30.
Funaria hygrometrica, Mendelspaltung *540, 541*.
Fundulus, Chromosomen *294*.

G.

Galaktose 33.
Galathea squamifera, Spermium *109*, 110.
Gallertabscheidung als Bewegungsmechanismus 198.
Gameten 316, 332, 350, 410, 422.
Gametangien 440, 444.
-Kopulation 422, 440—444.
Gametocyten 440.
Gametogonie 431.
Gametophyt 351, 354, 438, 443.
Gamont 431, 440.
Gamogonie 332—342, 351.
Ganglienknoten 687.
-zelle 674.
Gärung 250, 255, 257, 258.
Gasblasenmethode *218*.
Geißeln 45, 118, 136, *137*, 138, 139, 273.
Bewegung 158, 159, 162.
Insertion bei Flagellaten *144*.
-kern 145.
-kranz 145.
bei der Nahrungsaufnahme 210.
bei der Teilung 310, 319.
Verkürzung 152.
Gedächtniserscheinungen 693.
Gehbewegung des Menschen *202*.
Gehirn 685.
Gel 47.
Gemini 473.
Gemmulae *347*.
Gen 21, 517 ff., 526 ff.
Genmutation 626.
Genotypus 516, 521, 529 ff., 578.
generalisierende Induktion 6, 10.
Generationswechsel 350—362, 390, 393, 395—403.
antithetischer 351—354, 359.
homologer 351—354.
primärer 350, 351—359.
sekundärer 350, 359—362.
Generative Komponente 73, 266, 281, 302, 309.
generative Zelle des Pollenschlauchs 438.
Geniorhynchus monieri, Spermium *90*.
Geotaxis von Infusorien 636.
Geotropismus 630—645.
Geowachstumsstoffe 636.
Gerüstkern 73, 74.
Geschlechtsbestimmer 487, 492.
-bestimmung, azygot-mendelistische 506.
-bestimmung, diplo-mendelistische 506.
-bestimmung, genotypische 437, 443, 448, 489, 490, 491, 500, *504*, 506—514.
-bestimmung, haplo-mendelistische 506.
-bestimmung, phänotypische 437, 448, 491, 492, 500, *504*.
-chromosomen 465, 480—488, 492.
-differentiatoren 556.
-gebundene Vererbung 482, 542—545, 556.
-hormone 613 ff.
-relisatoren 556.
-vererbung 554—556.
Gesetzeswissenschaft 3, 5.
Gesetz 9.
Gibbssches Adsorptionsgesetz 47.
Gibbssches Phänomen 56.
Gleitbewegungen 119, 191, *192, 193, 194*, 195.
Gliadin als Eiweißnahrung 248.
Glukose 33, 244.
Glukosidasen 245.
Glykogen 34, 182, 186, 187, 190, 207, 246, 251, 256.
Glykokoll 31.
Glykoproteide 33.
Gonaden 333.
Gonen 359, 420, 438, 439, 538, 542.
Gonium pectorale
Geschlechtsbestimmung 491, 506.
Fortpflanzung 391, 392, 437.
Kern-Plasma-Relation 371, 372.
Riesenformen *370*.
Gonomerie 428.
Gonotokont 420.
Granulatheorie 59, 64, 71.
Granula, chromatische 75.
cyanophile 71.
Graue Substanz 682.
Gregorina longa 90.
Gregarinen, Gametenbildung 327.
Gleitbewegung 191, 192.
Kern 74, 75.
Kernteilung 273, 282.
Myoneme 163, 164.
grob-dispers 45.
Gromia oviformis 126.
Größe der Zelle 55.
Grubenaugen 661.
Gürteltier, veget. Vermehrung 350.
Gymnospermen 331.
Gynogamet 431.

H.

Hartmannella hyalina, Zellteilung *318*.
Hartmanella Klitzkei, Kernteilung 273, *274*.
Hautschicht der Zelle 57.

Hefepilze, Alkoholgärung 256.
Kern 78.
Knospung 322.
Zelle 22.
Helianthus argophyllus
Wasserkultur mit und ohne Salpeter *238.*
Heliozoen, Axopodien 128, 300.
Helix, Flimmerzellen aus der Leber 140.
Liebesspiel 695, 696.
Mendelspaltung 528, *529.*
Spermien 105.
Helligkeitssehen 672.
Helligkeitstheorie 636, 637.
Heterocope saliens, Hoden *342.*
heterogametisch 482 ff., 506.
Heterogonie 350, 359—362, 395, 483.
Heteroplastiden 570.
heterotroph 204, 237, 242, 243, 256, 257.
hexaploid 285.
Haftorganellen der Pellicula bei parasitischen Protozoen 90.
Hahnenfedrigkeit 501, 615—617.
Hämocyanin 217.
Hämoglobin 31, 33, 217, 261, 262.
Hämoporphyrin 222.
Hämoproteide 33.
Haplobracon, Vererbung 541.
haploid 293, 296, 350, 412, 466 ff.
Haplonten 351.
Vererbung 358.
Haplophase 331, 354.
Haplosporidium limnodrili
Fortpflanzung 346, 451, *452.*
Kernteilung 278, 280.
Haptogenmembran 55. 72.
Haptotropismus 630.
harmonisch-äquipotentielles System 714.
Harmozone 611—613.
Harnsäure 252.
Harnstoff 27, 252.
Hexosen 33.
historische Wissenschaft 4, 5.
Hirudo, Muskelfaser *175.*
Hoden 334, 342.
Hofmeistersche Reihen 49, 207.
Hologamie 422—429.
homogametisch 482.
homozygot 527.
Hormidium niteus 373.
Hormidium, Kern-Plasma-Relation 374.
Hormone 610, 611.
Huhn, Andalusier, Spaltung 526, *565.*
Intersexualität 500, 615—617.
Neuroblast 675.
Hüllbildungen tierischer Eier 90, 98.
Humaria granulata, Parthenogamie 454, *455.*
Hyalodaphnia cucculata, Generationswechsel 401, 402.
Hyaloplasma 60—62.
Hydra sp., Längsschnitt 359.
Unsterblichkeit 499.
Hydra attenuta, Knospung 411.
Hydra fusca, Deckmuskelzelle *171.*
Hydra oligactis, Knospung *348.*
Hydrodictyon utriculatum
Chromatophora 87.
Schwärmer *138.*
Teilung 324, *325.*
Hydrogenomonas nitrea 237.
Hydrogenomonas flava 237.
Hydroidpolypen, Generationswechsel 360, 396.
Hydrolyse der Stärke 244.
hydrophil 47.
hydrophob 47.
Hymenopteren, veget. Fortpflanzung 349.
Hyperamina, Schalen 95.
hypertonisch 53.
Hypochnus terrestris
Autogamie 491.
Basidiosporen *458, 459.*
Fortpflanzung 457, 458.
Hypothese 9.
hypotonisch 53.

I. (J.)

Intermediäre Vererbung 533—534.
interstitielle Zelle 336, 348.
Intersexualität 500, 556—558, 570, 615—617.
Inulin 207.
Invagination 209.
Invertase 245.
Invertin 244.
ion-dispers 45.
Jodprobe 219.
Iris germanica, Zuckerblätter 224.
irreversible kolloidale Lösung 46.
irreversible Prozesse 15.
Isogamie 422, 432—437, 441, 488 ff.
isosmotisch 53.
Isosporen 314.
isotonisch 53.
Isotricha prostoma 102.
Ichthyosporidium giganteum, geschlechtl. Fortpflanzung 452.
Ichthyosporidium Hertwigi 21.
Fortpflanzung 451, *453, 454.*
multiple Knospung *347.*
idiographisch 3—5.
Inachus mauritanicus, Geschlechtsumwandlung *501.*
Inachus Scorpio, Geschlechtsumwandlung 501, 502.
Spermien *107*—109.
indifferente Speciesform 618.
Indirekte Bewegungen 191.
Individualtod 408.
Induktion 5—9.
induzierte Bewegungen 630.
Infusorien, Cilien 150, 157, 160.
Nahrungsaufnahme 211.
Skelettfibrillen 101. 102.
Insekten, Furchung 315.
quergestreifte Muskeln 179, 180.
Instinkt 694.
intermediärer Bastard 524.

K.

Kalb, Muskelfaser *180.*
Kalium 215, 216.
Kameraauge 661.
Kaninchenembryo, scheinbare Amitose *309.*
Kapillaritätsgesetze 39—42.
Karotin 83, 220.
Karyokinese 266.
Karyolysus bicapsulatus
Kernteilung *304.*
Reduktionsteilung 303, *474.*
Karyolysus biretortus
Kernteilung *304.*
Karyolysus lacazei
Reduktionsteilung *474.*
Karyomere 293, 308.
Karyon 21.
Karyosome 71, 73, 74, 278, 280.
Kasein 33.
Kastration 613—615.
Katalysatoren, negative 245.
kausal-analytische Forschung 5.
Kern 13.
bei Bakterien 76, 77, 79.
-diminution 340, 341.
-komponente 273.
-gerüst 68—70, 73, 267, 269, 270.
-lose Zellen 76 ff.
massige — 25.
-membran 69—*72*, 270, 274, 282.
Netzknoten- 69, 73, 74.
-Plasma-Relation 364, 365, 367, 369, 371, 372, 374.
-phasenwechsel 351, 354.
polyenergider 309, 310, 327.
-saft 69, 71.
Sekundär- 310, 312.
-spindel 273.
stationärer 445—*449.*
-teilung 265—314, 382—388.
Wander- *449.*
Keimbahn 336, *337*, 338, 363.
Keimbahnkörper 338.
Keimbläschen 412.
Keimblatt 574.
Keimplasma 406.
Keimplasmatheorie 571.
Kinoplasma 138—149, 166, 167, 169, 170, 173, 175, 176.
Klinostat *632.*
Klon 370, 519.
Knospung 317, 322, *347*, 360, 410.
Koenzyme 256.
Kohlehydrate 29, 30, 31, 33, 245, 246, 250.
Konjugation 444—449.
konjugierte Teilung 425—427.
Kollenchym 112—114.
Kolloide 44.
kolloiddispers 45.
Kontraktilität des Protoplasmas 119.
Kontraktionsbewegungen 119 ff., 192.
Kopfganglion 689.
Koppelung 545—554.
Kopulation 422 ff.
Körnerplasma 57.
Körnchenströmung des Plasmas 127.
Körperfett 246.
Kortikalplasma 128.
Kragenzellen der Schwämme *145.*
Krebs, Plasmolyse der Spermien 104.
Kreislauf des Kohlenstoffs 259.
des Stickstoffs 259.
Kreuzungsneuheiten 532.
Kristalloide 44.
Kritizismus 704—707.
Kulturversuche mit und ohne Düngung *240.*

L.

Labiaten, Reizstoffnachweis *640.*
Laboulbeniaceen, Geschlechtsbestimmung 506.
Lachnea stercorea, Parthenogamie 454.
Lamblia intestinalis, Skelettfibrillen *101.*
Lamarckismus 624, 625.
Längskonjugation 466, 469, 470.
Latenzzeit 668.
Lebendfärbung 206.
Lebende Systeme 12, 13.
Lebenskraft 97.
Leber, Glykogenspeicherung 246.
Leberzellen, Granula *64.*
Lecithin 31, 35.
Leguminosen, Wurzelknöllchen 239, 240, 241.
Leim, als Eiweißquelle 248.
Lein, Bastzellen 112.
Leptotänstadium 467, 469.
Leptotera hyalina, Generationswechsel 396.
Leptothrix ochracea 236, 237.
Lepus cuniculus, Zellkern 68.
Motorische Nervenzellen 68.
Leucin 31.
Leukoplasten 81, 83.
Leukozyten, Teilung 267.
Libelle, Muskelfaser *180.*
Lichtfalle 648.
Lichtsonde *637.*
Lichtwachstumsreaktion 629.
Lilium Martagon
Reifeteilung 302, 304, *439.*
Befruchtung *440*, *441.*
Pollenschlauch *304*, *441.*
Limax, Sehzellen *660.*
Limnocephalus, Auftreten von Sexualtieren 401.
Limnaea columnella, zentrifugierte Eier *602.*
Limnaea stagnalis, Kern 74.
lineare Anordnung der Gene 552 ff.
Linin 69, 70.
Lipasen 245.
Lipoide 31, 34, 35.
als Tiernahrung 249.
Lipoidtheorie 207.
Lithium, Einwirkung auf die Keimentwicklung 607.

Lobopodien 120, 132.
Lokalisationsproblem 577.
lokomotorische Kernkomponente 85, 266, 309, 370.
Lophromonas blattarum, Diplosomen 274, *275*.
Lupinus albus, Bakterioiden *241*.
Lycopodium clavatum, Sporangium *330*.
Lygaeus-Typ der Geschlechtschromosomen 480, 482.
Lygaeus turcicus, Reduktionsteilung *483*.
Lymantria disper, Intersexualität 556—558.
Geißeln der Spermatozyten *144*.
lyotrope Reihen 49, 207.
Lysin 32.

M.

Makronukleus 26, 75, 150, 307, 308, 319, 320, 445—449.
Magnesium 216, 222.
Makrogameten 422, 431, 490.
Makrosporen 331.
Maltose 294.
Malzzucker 33.
Männchenbestimmer 481.
Mantelfasern 269, 270, 276, 383, 386.
Marchalsche Versuche, Schema *358*.
Marsilia Drummondi
Embryo *343*.
Parthenogenese *343*.
Mastigella vitrea
Geißeln *141*, 152.
Materialismus 702—703.
mechanische Elemente, Anordnung 115.
Mechanismus 11, 713—717.
Medullarplatte 576.
Meduse 360.
Nervennetz 680.
Meerschweinchen, Chondriosomen 65.
Sympathische Zellen 675.
Vererbung 529—532, 537—538.
Meiosis 466.
Meißnersches Körperchen *676*.
Melandrium
Geschlechtsvererbung 483.
Reduktionsteilung *484*.
Zwitterbildung 501.
Membranellen 139.
Mendel-Gesetze 514, 524 ff.
Menidia-Ei, befruchtet durch *Fundulus*.
Furchungsteilung *295*.
Mercurialis annua, Geschlechtsdifferenzierung 500, 501.
Merogonie 366, 431, 459, 463, 464.
Merospermie 459—463.
Merotomieversuche *25*, 67.
Mesenchym 574.
Mesoderm 574, 576.
metabol 87.
Metagenesis 350, 359, 360, 395.
Metaphase 269, 270, 273, 274, 276.
Metastruktur des Plasmas 66.
Metasynthese 466, 469, 470.
Metazoen, Mitose 266, 273.
Methanbakterien 237.
Methylchlorophillide 221.
Mucin 33.
Microstomum lineare, Teilung *348*.
Mikrogameten 422, 431, 490.
Mikronukleus 307, 319, 320, 445—449.
Mikrosporen 331.
miktisch 396.
Milchsäure in den Muskeln 186—190.
Milchsäuregärung 258.
Milchzucker 33.
Milzbrandbakterien 77.
Mimosa pudica 197, 198, 645, *646*, 647.
Mimulus bilingii
Fortpflanzung 404.
Minimalflächen 39, 40.
Mirabilis jalapa, Vererbung *524*, 527, 535, *536*, 537.
albomaculata 568.
Mitochondrien 64, *65*, 66, 84, 147.
mitogenetische Strahlen 378.
Mitomfaden 66.
Mitose 266, 267, 273, 274, 314.
Modifikation 514—523, 563.
Mohrrübe, Chromoplasten *83*.
Molche, Eientwicklung 580.
molekular-dispers 45.
Molinia coerulea, Stengelquerschnitt *115*.
Monas sp., Geißel 137.
Monas vivipara, Geißel 154, *155*.
Monas vulgaris, Geißel *155*.
Monaster 285.
monaxon 317.
Moneren 21.
Monia pulex, Generationswechsel 396.
Monoblepharis, Geschlechtsbestimmung 504.
Monocystis magna, progame Kernteilungen *272*.
Gameten *434*.
Monocytarien 310, 311.
monoenergid 24, 310, 317, 362.
Monohybriden 524—529.
Monosaccharide 33, 246.
Monotropa hypopitys, Zellkern *68*.
monozyklisch 396.
Morphologie, vergleichende 622.
Moose, Generationswechsel *357*.
polyploide Pflanzen 358, 359.
Vererbung 540, 541.
Sporenbildung 330.
Mosaikeier 579—591.
Mucorineen, Geschlechtstrennung 490, 491.
Mucor mucedo, Zygosporenbildung *441*.
multiple Kernteilung 266, 309—314.
multiple Teilung 317, 322—331.
multiple Faktoren 533—534.
Muskeln 119
interstitielle Körner der gestreiften — 182.
Markschicht der — 187, 179.
quergestreifte — 163, 166, 171.
Muskelfaser 163, 171, 173.
vom Kalb *179*.
einer Libelle *180*.
von *Ditiscus marginalis 180*.

Muskelfibrillen 172, 178.
Zwischenscheibe der quergestreiften 179, 180, 183, 184.
isotrope Schicht 179, 180, 183, 184.
anisotrope Schicht 179, 180, 183, 184.
Protomeren der quergestreiften 182.
Mittelscheibe der quergestreiften 180.
Muskelkontraktion, Theorie 190, 191.
isometrische 185, 188—190.
isotonische 185, 189, 190.
Wärmebildung 173, 189.
Muskelphysiologie 186, 187.
Muskelsäulchen 178.
Muskelzellen 119, 163.
glatte 163, 171, 173—178, 191.
Muskelzuckungen *184.*
Musca vomitoria, Thoraxfibrillen *181.*
Mutation 563—565, 626.
Mutterknäuel 267.
Mütterliche Vererbung 569.
Mya arenaria
Reaktion auf Lichtänderung 667, 668.
Mycoderma aceti, Ernährung 243.
Gärung 258.
Myelin 680.
Myoneme 163—171, 173, 178, 184, 191, 192.
Myonemfibrille 163.
Myxidium Lieberkühni 21.
Myxine glutinosa, Centrosom *84.*
Myxobolus Pfeifferi 21.
Myxomyceten 23.
Myxosporidien 23.
Bewegung 119.
vegetative Fortpflanzung 346.

N.

Nährlösungen 214, 215.
Nahrungsfett 246.
Nahrungsvakuole 210, 211.
Nashornkäfer, Muskelfasern *181.*
Nastie 630, 645—647.
Naturwissenschaft, beschreibende — 3.
exakte — 3.
Natrium 216.
Nebenkern 147.
Neoblasten 336, 347.
Neoepigenesis 578.
Neoevolutionismus 577, 578.
Nereis limbata, Reifungsteilung *385.*
Nervenfasern 656, 657.
-fibrillen 685.
-mark 680.
-netz 680.
-zellen, fibrilläres Skelett 110, 111.
Netzknotenkern 69, 73, 74.
Netztheorie der Struktur des Protoplasmas 59.
Neukombination 524, 563, 626.
Neuralrohr 576.
Neurite 674.
Neuronen 674 ff.
Neuropil 682.
Neutralfette 34.
Nichtmendelnde Vererbung 567 ff.
nichtzellige Organismen 26.
Nichttrennen von Chromosomen 544, 565.
Nitratbildner 234, 235.
Nitratorganismen 247.
Nitrifikationsbakterien 204, 233, 234, 237—239.
Nitritbakterien *234.*
Nitritbilner 234, 235.
Nitritorganismen 247.
Nitrogenorganismen 241, 247.
Nitrosobacter 235.
Nitrosococcus 233.
Nitrosomonas europaea 233, *234,* 235.
Nitrosomonas javanensis 233, *234,* 235.
Nodosaria communis, Randwinkel *97.*
nomothetisch 3—6.
Non-disjunction 544, 565.
Nukleinbasen 33.
Nukleinsäuren 33.
Nukleolarsubstanz 69, 71.
Nukleolus 13, 21, 70, 74, 76, 270, 276, 279, 280.
Nukleoalbumine 33.
Nukleoproteide 33, 67.

O.

Oberflächenhäutchen 55.
von Kolloiden 47.
des Protoplasmas 41, 42.
-katalysen 48, 230.
-katalysen bei der Photosynthese 230.
Oedogonium pluviale, Fortpflanzung 392.
Oenothera, Chromosomenmutanten 567.
Oenothera Lamarckiana, Adventivembryonen *378.*
omnipotent 572.
ontogenetisch 12, 15, 16.
Oocyten 341.
Oogamie 422, 432—437.
Oogonien 316, 341, 356.
Ooxopneustes, Befruchtung *418.*
Opalina ranarum, Wimpern *138.*
Ophryoscolex caudatus 89.
geschlechtliche Fortpflanzung 445, 449.
Skelettfibrillen 102.
Orbitolites, kernlose Pseudopodien *130.*
Ordnungswissenschaft 3—5.
Organisationszentrum 584.
Organisatoren 584.
Osmometer 52.
Osmose 56, 205, 206.
Osmotische Eigenschaften des Protoplasmas 49 ff.
Osmotische Zelle nach Pfeffer 50, *51.*
Ostracoden, Reifeteilung 305, 306.
Ovarien 334—342.
Otiorhynchus mastix, Muskelfaser *183.*
Oxychromiolen 71.
Oxyhämoglobin 261, 262.
Oxytricha fallax, Phobotaxis *650.*

P.

Pachytänstadium 467, 475.
Pädogamie *430, 453.*
Palaemon, Augenregeneration 609, 610.
Palinurus vulgaris, Gehirn 609.
Augenregeneration 609, 610.
Paludina vivipara 106.
Pamphagus hyalinus, Teilung 386.
Kernteilung *303.*
Rhizopodien 127.
Pankreassaft 246.
Parallelkonjugation 467, 469, 470, 474.
Paramaecium caudatum 68.
Chemotaxis 649.
Fortpflanzung 395, 446—448.
Kern-Plasma-Relation 370, 371.
Konjugation *447, 448.*
Parthenogenese *496.*
Teilungsfrequenz *496, 497.*
Wachstumskurve von Kern und Plasma *365.*
Variationen *520, 521.*
spezifisches Gewicht 36, 37.
Unsterblichkeit 495, 497.
Parasyndese 466, 469, 470.
Parthenogamie 454, 455.
Parthenogenese 317, 342—346, 350, 358, 359, 360, 369, 377, 395—403, 453, 454, 497, 507.
generative 343, 344.
haploide 343, 344, 346.
künstliche 345, 364, 366, 369, 377, 379—382.
traumatische 380, 381.
paratonische Bewegungen 630.
partielle Befruchtung 463.
Patella, Eikern 71.
Keimentwicklung *591, 592, 593.*
Paternal-Generation 524.
Pellicula 56, 87—90, 139, 165, 208.
Nahrungsaufnahme 209.
Penicillium, Ernährung 243.
osmotischer Druck 49.
Pelomyxa Penardi 41.
Pelomyxa binucleata 120.
pentaploid 285.
Pentosen 33.
Pepsinasen 245.
Peptasen 245.
Peptone 248.
Peptonorganismen 247.
Peridineen, Chromosomenspaltung 284.
Periplast 56.
Permeabilität des Protoplasmas 206.
Peroxyde bei den Kohlensäureassimilaten 228, 230, 231.
Petromyzon, quergestreifte Muskeln 183.
Pferdehand, phylogenetische Entwicklung *621.*
Pfeffersche Zelle *51.*
Pflanzenzellen *57, 82.*
phaenotypische Geschlechtsbestimmung 503—506.
Phaenotypus 516, 521, 529 ff., 578.
Phaeoplasten 209.
Phobotaxis 648—650.
Phagocytose 209.
Phosphatide 35.
Phosphor 214, 215.
Phosphorproteide 33.
Photosynthese 204, 217, 224—233.
photochemische Reaktion bei der Assimilation 229, 230, 231.
Photorezeptoren 659.
Phototropismus 630—645.
Phragmatobia fuligonesa, Chromosomen *288.*
Reduktionsteilung 471.
Phragmidium speciosum
Geschlechtliche Fortpflanzung 455, 456.
Phragmidium violaceum
Geschlechtliche Fortpflanzung *457.*
Phrygnotettix, Chromosomen *284.*
Phycomyces, Geschlechtsbestimmung 492, 506.
Phototropismus 637.
Phylloporphyrin 222.
Phylloxera vastatrix
Geschlechtschromosomen 484, *485.*
phylogenetisch 12, 15, 16, 619, 621.
Physa, Befruchtung 416.
Reifeteilung des Eies 417.
physiologische Geschlechtsdifferenz 488—490.
Pinus laurentio, Pollensack *331.*
Pigmente der Chromatophoren 81.
Pigmentbecherozell 660.
Pileocephalus heeri 90.
Pilze, niedere, Kern 77.
Pinnularia viridis, Bewegung *194.*
Planaria gonocephala, Pigmentbecherozell 661.
Planaria lugubris, spezifisches Gewicht 37.
Plasmahaut 56, 72.
Plasmaströmung 38.
Plastin 69, 70.
Plasmodium vivax, Zerfallsteilung *324.*
Plasmolyse 52, 53, 206, 207.
Plasmatomie 346, 347, 354.
Plattenkollenchym 114.
Pleodorina illinoensis 327.
Vermehrung 329, 335.
Pleurobrachia, Geißel 142.
Polkappen 270, 273, 278, 300.
Polkern 439.
Polkörper 432.
Polstrahlen 267, 296, 299, 300.
Polycaryon 310, 312, 328.
Polycelis, Pigmentbecherozell *661.*
Polycytarien 311.
Polyembryonie 349, 350.
polyenergid 362.
polyenergide Algen *22, 23, 24.*
polyenergide Kerne 26, 310—314, 327.
polyenergide Protozoen *21.*
polyenergide Zellen 26, 67, 310.
Polygnotus minutus, Keime *349.*
Polyembronie 349.
Polyordius, Geißeln der Trochophoralarve 142.
Polypeptide 32, 239.

polyploid 287.
Polysaccharide 34.
Polytomella agilis, Zellteilung 319.
Polytoma, Ernährung *243*.
Polytrichum nuriterum, Anthrocytmutterzellen *150*.
polyzyklisch 396.
Polzelle 414.
postsexuelle Phänomene 493.
Population 519, 521.
Positivismus 703—704.
proteolytische Fermente 248.
Pteris longifolia, Kern-Plasma-Relation *374*.
Pterodina elliptica, Generationswechsel *398*, 399, 400.
Präformation 577.
präsexuelle Phänomene 493.
Präsentationszeit 634.
Primula sinensis, Modifikation 517.
Produktenregel 634.
progame Teilung 432.
Promitosen 266.
Prophase 267, 269, 270, 275, 277, 282, 283.
prospektive Bedeutung 578, 714.
prospektive Potenz 578, 600, 714.
Proteasen 245.
Proteide 32.
Proteine 239.
Protenor belfragei, Reduktionsteilung 481.
Protenor-Typ der Geschlechtschromosomen 480—482.
Protisten 21, 22.
Mitose 273.
Protomerentheorie 71.
Protoplasma 13, 21.
Aggregatzustand 37, 86.
chemische Analyse 30 ff.
-strömung als Bewegungsmechanismus 128.
Protosiphon botryoides, Fortpflanzung 392.
Teilung 324.
Gameten 332.
Prototroch 592.
Protozoen, fibrilläres Innenskelett 99—102.
Prowazekia, Geißel *137*.
Psammonix vulcanicus 94.
Pseudochitin 91.
Pseudogamie 451, 454—459.
Pseudopodien 57, 90, 119, 121, *122*, 123—136, *163*.
-bewegung, Deshydratation 134.
Form 128, 129.
Hydratation 134.
retikulose 127, 132.
Theorie 132.
Pseudoreduktion 466.
Puccinia poarum, geschl. Fortpflanzung 457.
Pulvinulina 42.
Pulvinulina menardii, Randwinkel *97*.
Pulvinulina, Randwinkelbildung *95*.
Purkinjesche Zelle vom Hund *111*.
Purinsäure 252.
Pylomyxen, Ausbreitung auf reinem Wasser 42.
Pyrenoide 82, 183.
Pyrrhocoris, Geißelbildung beim Spermatozoon 148.
Pyronema confluens, Befruchtung 442.
askogene Hyphen *443*.
Geschlechtsbestimmung 504.

Q.

Querstreifung der Muskelfibrillen 178, 179.
Quellung 48.
Quellungswärme bei der Muskelkontraktion 189.

R.

Radiolarien, Bewegung 195.
Chromosomenspaltung 284, 285.
Kernteilung 275.
polyenergide Kerne 309, 310, 327.
Teilung 324.
Rana esculenta, Raunviersche Einschnürung *686*.
Rana fusca, Schilddrüsenhormone 611, 612.
Randwinkelsatz von Flüssigkeiten *41*, *42*.
bei der Bildung der Foraminiferenschalen 95, 96.
Ranunculus cymbalaria, Befruchtung *440*.
Raunviersche Einschnürung 685.
Reaktionsnorm 516.
Reaktionszeit 634, 668.
Realisatoren 487, 492.
Reblaus, Dauereier 361.
Generationswechsel 361.
Reduktionsatmung 255.
Reduktion, gametische 428.
zygotische 428, 351.
Reduktionsteilung 351, 355, 412, 415, 465—480, 535, 538, 541, 542.
bei Parthenogenese 476, 477.
Schema 475.
Reflex 656, 694.
-bedingte 696—698.
-bogen 682.
-unbedingte 694—696.
Regel 9.
Regeneration 362.
Regulation des Turgors 54.
Regulationseier 579, 591 ff.
Regulationshypothese 494—499.
Reifungsperiode 342.
Reifungsteilung, siehe Reduktionsteilung.
reine Linien 514, 519—521.
Reizanlaß 634, 635.
Reizaufnahme 635, 654.
Reizauslösung 628—630.
Reizbarkeit 629.
Reize, formative 609.
Reizerscheinungen 12—18.

Reizleitung 629, 636, 638, 639, 646, 647, 654, 655, 685—693.
Reizmengengesetz 634, 635.
Reizreaktion 628.
Reizrezeption 628.
Reizrezeptoren 656, 657.
Reizschwelle 634, 653, 654, 657.
Reizstoffe 639.
Reizursache 630.
Rekombinationsneuheiten 333.
Reseda ordorata, freie Zellbildung im Endosperm *315*.
Respirationsquotient 251.
Restitutionswärme 187, 188.
Retina des Menschen *663*.
von *Abraxis brama* 673.
reversible kolloidale Lösung 46.
rezessiv 528.
Rhabdamina discreta 94, 95.
Schalenbildung 93, *94*, 95.
Rhabdamina linearis 94.
Rhabditis monohystera, Eientwicklung 388, *460*, *461*.
Merospermie 459.
Rhabdomere 699.
Rhizomastiginen, Bildung der Geißel 143.
Rhizoplast 144.
Rhizopoden, Bewegung 119, 132.
Zellteilung 318.
Rhizostoma 678, *679*, *680*.
Rhodoplasten 81.
Rhopalura Metschnikowi, Weibchen *334*.
Rhynchelmis limosella
Centrosom, Teilung *298*.
Furchungsteilung *299*.
Ei, Oberfläche 60.
Richtungsauge, bei *Planaria gonocephala* 661.
Richtungskörper 414, 432.
Richtungssehen 660.
Riesenembryonen 587.
Ringelwürmer, vegetative Fortpflanzung 347.
Rohchlorophyll 220.
rollende Bewegung *124*.
Rosenarten, Chromosomen *286*.
Rotalia becarii, Randwinkel *96*.
Rotationsströme des Protoplasmas 128.
Rotatorien, Generationswechsel 396—400.
Rückkreuzung 528.
Schema 555.
rudimentäre Organe 622.
Ruhekern 270, 278, 280.

S.

Saccamina sphaerica, Gehäuse *93*.
Saccaminiden, Schalenbildung 93, 94.
Saccharose 33.
Saccocirrus, Besamung *416*.
Saftraum 59.
Sagitta, Befruchtung *338*.
Geschlechtsbestimmung 505.
Geschlechtsdifferenzierung 492.
Keimbahn 338.
Sagitta, Keimentwicklung *339*.
Morula *338*.
Sarkoplasma 175—178.
Salamandra
Centrosom in Leukozyten *84*.
Spermatozoen 147, 148.
Teilung der Leukozyten 267, *268*, 282.
Salpen, Generationswechsel 360.
Salvia sclarea, Collenchym 113.
Samenzelle 412, 414 ff.
Saprolegnia elliptica, Fortpflanzung *394*.
Saprolegnia mixta, Fortpflanzung 392.
Sarkolemm 178, 179, 180, 183.
Sarkoplasma 178, 179.
Sauerstoff bei der Muskelkontraktion 186, 187.
Säugetier, Reflexbogen im Rückenmark 682.
Schaltzellen 682.
Schilddrüse, Hormone 610—613.
Schleppgeißeln 137.
Schlauchzelle des Pollenschlauchs 438.
Schleimpilze 23.
Schreckreaktion 648.
Schwammspinner, Intersexualität 556—558.
Schwefel 204, 214, 215, 233, 235.
Schwefelbakterien 204, 233, 235.
Schwerpunkt des menschlichen Körpers 200, 201.
Scytonema scincinatum, Chromidialapparat *79*.
Sedum spectabile, Wundgewebe 376.
Seeigel, Eientwicklung *462*, *463*, *579*, *580*.
Polyploidie 366,, 367.
Parthenogenese, künstliche 379, 380.
doppelte Befruchtung 294—296.
Keimentwicklung 605, 606.
Seestern, Befruchtung 412—418.
Sehpurpur 670, *671*.
Sehzellen 660.
Seismonastie 643.
Sekundärkerne 310, 312.
sekundäre Geschlechtsmerkmale 614.
Selaginella inaequalifolia
Mikrosporangium *330*, *331*.
Selbstbefruchtung 422.
Selbstdifferenzierung 578.
Selektionstheorie 623, 625.
semipermeable Membran der Zellen 50, 53, 54.
Sempervivum funkii, Fortpflanzung 40, 403, *404*.
senile Degeneration 495.
Sensitivierungszeit 668.
Sichelstadium 476.
sexuelle Differenzierung 332.
Phänomene 493.
Spannung 512—514.
Sexualität 15, 263, 264, 316, 493.
Sexupaare 367.
Sichelstadium, der Infusorienkerne 476.
Sida crystallina, Generationswechsel 396.
Simnocephalus vetulus, Generationswechsel 396.

Simultanteilung 324.
Sinnesenergie, spezifische 665.
Sinneszellen 657, *658*.
Sinneszentren 685.
Siphoneen 22, 23.
Siphonophoren, Bewegung 195.
Siredon pisciformis, Spermien *106*, 107.
Skelettbildungen, bei Tieren
äußere 87—99.
innere 87, 99 ff.
Skelettfaden der glatten Muskelzellen 173.
Skelettfibrillen 141, 142, 151.
Sklerenchymzellen 112, 113.
Sol 44—47.
Scolopendia, Eikern *71*.
Solenobia pindi, Parthenogamie 454.
Somakern 266.
Soma 406.
Spaltungen 250, 255.
Spannung, sexuelle 512—514.
Speichelferment 246.
Spermakern 438.
Spermatiden 414.
Spermatocyten 342, 414.
Spermatogonien 316, 341.
Spermatozoiden 356.
Geißelbildung 148—151.
Bewegung *148*, 157, 158.
Chemotaxis *653*.
Spermium 99, 100, 412, 414.
Mazeration 106, 107, 109.
Plasmolyse 103, 104, 107, 108, 110.
Quellung 105, 106.
Skelett 103—110.
Spezifisches Gewicht von Zellen 36.
Sphaerechinus granularis
Lithiumlarevn *607*, *608*.
Sphaerocarpus Donnellii
Geschlechtschromosomen *487*, *488*.
Zeitpunkt der Reduktion 541.
sphärogene Bewegung 123, 131.
Sphaerosphoria scripta, Reduktionsteilung 470, *471*.
Sphaerozoon 311.
Spirem 267, 270.
Spirillen, Geißelbewegung 156.
Spirillum volutans 156.
Spirophyllum tenue 236.
Spirogyra, Chloroplasten 82.
Geschlechtsbestimmung 504.
Geschlechtliche Fortpflanzung *345*, *424*, 428, *451*, 508.
Pädogamie 451.
Parthenogenese *345*, 346.
Reduktionsteilung 425.
Riesenzellen 365, *366*.
relative Sexualität 508, 509.
Zygotenkeimung 425.
Spindel 267, 270.
Spindelfasern 270.
intranukleäre 302.
Kontraktion 384.
stemmende Wirkung 383, 385.
Zugwirkung 385—387.
Sporangien 328, 329.
Sporen 316, 350, 355.
Sporenreduktion 443.
Sporoblast 452.
Sporophyt 351, 354, 357, 443.
Sporogon 357.
Sporozoen, Geschlechtliche Fortpflanzung 432—435.
Teilung 324.
Spumoidstruktur des Protoplasmas 44, 60.
Stangeria paradoxa, Cilien des Spermatozoids 149.
Stäbchen 659, 663, 672, 673.
Stammesgeschichte 621.
Stärke 34, 223, 243, 244, 246.
Stärkeblätter 224.
Statik 18.
stationäre Prozesse 12, 14, 15, 16.
Statische Organellen
äußere 87—99.
innere 87, 99—111.
Statolithenstärke 635, 636.
Statocyten *658*.
Staurastrum hirsutum
Stachelbildung 98, 99.
Stenobothrus, Chromosomen 294.
Spermatogenese *468*.
Spermium *146*, 147.
Stenostomum leucopi
Generationswechsel 396.
Stenostomum Sieboldi, Teilung 348.
Stenostomum, Unsterblichkeit 499.
Stentor 25, 26.
Centriol 300.
Cilien 141.
Kernteilung 278.
Mikronukleus *279*.
Myonem 167, 173.
Stentor roeseli 25, *168*.
Stentor coerulens 169.
Stephanosphaera, Fortpflanzung 391, 392.
Generationswechsel 352.
Kern-Plasma-Relation 371.
Zeugungskreis *352*.
Stereiden 112.
Stickstoff 204, 214, 215, 233, 234, 237—239.
Stickstoffbakterien 204, 233, 234, 240—242.
Stickstoffbedarf der Heterotrophen 247.
Stickstoffdüngung 239.
Stiftchen 659.
Stimulation 374.
Stoffaufnahme der Zelle 56.
Stoffwechsel 12, 14, 17, 18, 263.
Strahlung (bei der Teilung) 273, 277, 279.
Strepsitän-Stadium 467, 475.
Strongylocentrotus lividus
Astrosphären im Ei 305.
Centrosomen *305*.
Gastrulation 572—574.
Tetraster *385*.
Stylorhynchus longicollis 90.
Fortpflanzung, geschlechtliche *433*, 434.

Stylorhynchus longicollis, Gameten *434*, 490.
Stylonychia histrio *139*.
Stylonychia mytitus *278*.
Mikronukleusteilung *279*.
Succedanteilung 322, 324.
Surirella, Zellteilung 318, *320*.
Suspension 44.
Suspensoiden 46.
Süßwasserpolypen, vegetative Fortpflanzung 347, 348.
Sycia inopinata *90*.
Symphytum officinale, Pollensack *330*.
Synapsis 466.
Synergiden 439.
Synezisis 466.
System
geschlossenes 571.
künstliches 619.
natürliches 619.
offenes 571.

T.

Talbotsches Gesetz 635.
Tangorezeptoren 659.
Taxis 630, 647—656.
Teilung, äquale 314.
-centren 266—270, 302—306, 314, 382.
-faktor 370—374.
-größe 364.
-hormone 374, 375.
inäquate 314.
-komponente 73, 266, 270, 281, 302.
-stoffe 377.
-wachstum 365, 367, 368.
Telophase 269, 270, 273, 276, 282—284.
Teleutosporen 457.
Tetanus, Muskel- 185, *188*.
Tetranychus bimaculatus
haploide Parthenogenese *477*.
tetraploid 285.
Tetrasporen 356.
Thalassicolla nucleata *196*, 197.
Bewegung 196, 197.
Gametenbildung 313.
Thalassicolla spumoidea
Schlauchkernserie *311*, *312*.
Spindelkernserie *313*.
Thalassophysa, Schwärmerbildung 310.
Thalictrum simplex, Stengelquerschnitt 114.
Thallophyten, Mitose 273 ff.
Thecamöben, Chromidien 80.
Knospenteilung 322.
Riesentiere 303.
Schalen 90—92.
Thecoplasma 165, 166, 169, 170.
Thermorezeptoren 659.
Thermotaxis 131.
Thiotrix 235.
Thyroidea, Wirkung auf die Entwicklung 611.
Tintinurideen, Bildung der Cilien 150, 151.
Tintinnopsis campanula, Cilien *151*.
Tochtercentrosomen 270, 299.
Tochterkern 269.
Tochterknäuel 269.
Tochterstern 269.
Tod 15, 406.
Tomopteris onisciformis, Reduktionsteilung 466—474.
Topotaxis *651*, 652, 653.
totipotente Zellen 309.
Trachelomonas, Geißel 141, *142*.
Tradescantia virginica, Haarzellen *39*.
Transplantation
der Gonaden 615—618.
homoplastische 584.
heteroplastische 584.
von Keimen 581 ff.
xenoplastische 585.
Traumatotropismus 630, 641.
Trichogyn 443.
Trichomonas angusta *101*.
Geißel *137*.
Trichomonadinen, Stützfibrillen der undulierenden Membran 101.
Trichosphaerium sieboldi
Fortpflanzung, vegetative 346.
Generationswechsel 352.
Gameten 332.
Zeugungskreis *353*.
Triolein 247.
Tripalmiten 247.
triploid 285.
Tristearin 247.
Triton, Keimentwicklung 574, *575*, 576, *581*.
Larve, Epithel *20*.
Triton alpestris
Glatte Muskelzellen *177*.
Transplantation *590*.
Triton cristatus, Transplantation 585, 590.
Triton taeniatus
Blastomeren, isolierte *90*.
Ei *601*.
Keimentwicklung *582*, *585*, 589.
Transplantationsversuche 585, 590.
Zellkern, Larvenepidermis *68*.
Trochoplasten 592.
Trochophora-Larve 592—595.
Trophotaxis 131.
Tropismus 630—645.
Trypanosoma, Geißeln 145.
Kern-Plasma-Relation 572, 573.
Teilung 318, 324.
Trypanosoma levisii, Teilung 325.
Trypanosoma loxiae, Kernteilung *382*.
Trypanosoma mega 373.
Trypanosoma rotatorium 372.
Tryptasen 245.
Tryptophan 248.
Turbellarien, veget. Fortpflanzung 347.
Skelett der Spermien 105.
Turgor 50, *52*, 53, 54, 198.
-bewegungen 119.
Tyrosin 248, 249.
Typenverwandtschaft 618.

U.

Ultrafiltertheorie 207.
Ultrastruktur des Plasmas 66.
Umdifferenzierung 579.
Uniformitätsregel 354.
undulierende Membran 137, 139.
Undulipodien 119, 136.
unilokuläre Sporangien 329.
Unsterblichkeit, potentielle 363, 406—410, 495, 497—499.
Unvollständige Befruchtung 458—464.
Urdarm 574.
Urmund 574.
Urkeimzellen 338.
Uroglena volvox, Geißelbewegung *154*.
Uromyces poae, geschlechtliche Fortpflanzung 457.
Urospora lagidis, Gameten *434*.
Urostyla grandis, Wimperbewegung *158*.
Ursegmente 576.

V.

Vahlkampfia bistadialis
dreipolige Spindeln *287*.
Kernteilung 280, *281*, 385, *386*.
Vakuole 58.
Vanessa antiopa, Spermatocytenkern *70*.
van't Hoffsche Regel 52 ff., 371.
Variationspolygon *517*, *518*, *519*.
Vaucheria, Fortpflanzung 392.
Vaucheria hamata
Gametangien, Regenerate *502*.
Geschlechtsbestimmung 503, 504.
Vaucheria repens, Geschlechtsbestimmung 505.
Verdauung 205.
Vererbung 15, 264 ff.
Vererbung erworbener Eigenschaften 523.
vegetative Fortpflanzung 346—350, 360.
vegetativer Pol 572, 574, 580.
vegetative Zelle des Pollens 438.
vergleichende Biologie 6.
Verjüngungshypothese 406—410, 494—499.
Verjüngungsprozesse 362, 363.
Verlustmutation 564.
Vermehrung, metagame 327.
progame 327.
Vermehrungszone 341.
Vicia villosa, Bakterioiden *241*.
Vielfachteilung 317, 322—332, 369.
vielpolige Mitosen, Seesternei 305.
Vielzellbildung 315.
Viskositätsänderung nach der Befruchtung *387*.
bei der Teilung 387, 388.
Vitalismus 713—717.
Vitamine 249.
Vitellin 33.
Viviparus viviparus, Spermatocyte *469*.
Volvocales, geschlechtliche Fortpflanzung 335, 435—437.
Volvox, Fortpflanzung 330, 333, 335, 437.
Volvox aureus 328.
Volvox globator, Gameten *437*.
Vorticelliden, Myoneme 165, 166.
Vorticella 164.

W.

Wabenstruktur des Plasmas 44, 59, 60.
Wachstum 15.
Wachstumsfaktor 370.
Wachstumsregulatoren 644.
Wachstumsstoffe 249.
Wagnerella borealis, Kern *310*.
Wanderkern 445—449.
Wärmebildung der Muskeln 187—190.
Wärmetönung 689.
Wasser als Zellbestandteil 35.
Wasserkultur von Pflanzen *214*.
wasserstoffoxydierende Pflanzen 233, 237.
Webersches Gesetz 653, 654, 666, 667.
Weibchenbestimmer 481.
Weizen, Polymerie 533.
Wimpern 118, 136, 139.
Wimperbewegung *158*, *160*.
Wimperzellen 119.
Wirbeltiere, Atmung 260.
Auge *662*.
Wundhormone 374, *375*.
Wurzelknöllchen *241*.

X.

Xanthophyll 220, 221.

Z.

Zamia floridana
Spermatozoiden *438*.
Befruchtung *438*.
Zapfen (im Auge) 659, 662, 663, 672, 673.
Zea Mays, Blattquerschnitt *117*.
Zeitgesetz der Intersexualität 560.
Zelle, Allgemeines 13, 19 ff.
-after 212.
Aschensubstanzen 35.
-bildung, freie 315.
einkernige 26.
-fortpflanzung 316.
-größe 55.
-kern 26, 68 (siehe Kern).
mehrkernige 26.
-membran 275.
monoenergide 26, 67.
-mund 210.
-organellen 21.
-platte 273.
-teilung 265, 266, 273, 314—316, 383, 388, 389.
totipotente 309.
-wachstum 265.
zellige Organismen 26.
Zellulose 34.

Zellulosemembranen der Pflanzenzellen 98.
Zentralkörper der Blaualgenzelle 78.
Zentralnervensystem 680, *683*, *684*.
Zentralorgan 656.
Zentralplasma der Blaualgenzelle 78.
zentripetale Nervenfasern 682.
Zerfallsteilungen 324, *326*, 369.
Zerfallskurvee 518.
Zirkulationsströme des Protoplasmas 128.
Zirkumvallation 208.
Zoosporen 325, 328, 329, 389—395.
Zoothamnium alternans, Myonem *165*, *166*, *167*, *170*.
Zucker 223, 246.
Zuckerblätter 224.
Zuckersynthese 227.
Zugfestigkeit 116, 117.
Zweckmäßigkeit 707 ff.
Zwiebel, Wurzelspitze. Kernteilung 270, 282.
Zweiteilung 317—322, 362.
Zygnemaceen, Teilung 317, 318.
Zygote 317, 332, 352, 418.
Zyklische Fortpflanzung 389, 395—403.
Zylindrische Bewegung 122.
Zymase 256.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 5477

Max Hartmann

Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Mit 27 Abbild. im Text. (Abdruck aus „Archiv für Protistenkunde". Bd. 24.) 72 S. gr. 8° 1909 Rmk 2.50

Inhalt: Einleitung. — Nomenklatur. — Das Vorkommen autogamer Befruchtungsvorgänge bei Protisten. 1. Isoliert stehende Fälle von Paedogamie. 2. Isoliert stehende Fälle von Autogamie. 3. Paedogame Autogamie. (Protozoen. Protophyten.) 4. Parthenogamie. (Protozoen. Protophyten.) 5. Pseudogamie. — Allgemeine Betrachtungen. 1. Ist die Autogamie eine primitive oder rückgebildete Befruchtung? 2. Autogamie und das Wesen der Befruchtung. 3. Autogamie und die biologische Bedeutung der Befruchtung. Die Weismannsche Amphimixis. Die modernen Verjüngungshypothesen; R. Hertwigs Kernplasmaregulation; Schaffung eines neuen trophischen Kernes nach Moroff. — Die Bütschli-Schaudinnsche Sexualitätshypothese. — Literaturverzeichnis.

Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Mit 13 Abbildungen im Text. V, 55 S. gr. 8° 1911 Rmk 1.60

Inhalt: 1. Monoenergide Kerne. 2. Physiologisch differente Kerne und die Doppelkernigkeitslehren. 3. Polyenergide Kerne und ihre Bedeutung für die Metazoenzelle. 4. Rückblick und Ausblick. — Literatur.

Praktikum der Protozoologie. Vierte, wesentlich erweiterte Auflage. Mit 128 teils farb. Abbild. im Text. VIII, 146 S. gr. 8° 1921 Rmk 3.50, geb. 4.50

Naturwissenschaftl. Wochenschr., 1921, Nr. 43: . . . nicht allein dem Mediziner, sondern jedem Biologen, der sich mit dem Gebiet der Protozoenkunde besonders von praktischen Gesichtspunkten aus vertraut machen will, angelegentlich empfohlen. . . . In knapper, klarer Darstellung bringt es in erster Linie alles, was für die Untersuchung pathogener Protozoen in Betracht kommt. Der Leser wird daher ebenso über die erforderlichen Instrumente und Chemikalien, über die Technik der Untersuchung, Art der Materialbeschaffung, wie über das Vorkommen, die Bauart und namentlich über die Fortpflanzungserscheinungen der einzelnen Formen unterrichtet. . . . Sehr willkommen werden vielen auch die Hinweise und Winke sein über die Art und Weise, wie gewisse Protozoen am besten in Kulturen gezüchtet werden können. R. Heymons.

Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie von Dr. **Karl Bělař,** Priv.-Doz. der Zoologie an der Univ. Berlin. (Sonder-Abdruck aus „Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie", Bd. VI.) Mit 263 Abbild. und 3 Tabellen im Text. 420 S. gr. 8° 1920 Rmk 22.—

Experimentelle Protistenstudien. Von Prof. Dr. **Victor Jollos,** Berlin-Dahlem. 1. Teil: **Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien.** Mit 12 Kurven im Text. (Abdruck aus „Archiv für Protistenkunde". Bd. 43.) III, 222 S. gr. 8° 1921 Rmk 5.—

Deutsche med. Wochenschr. 8. Sept. 1922: . . . Die großangelegten, sich über viele Jahre erstreckenden Versuche des Verfassers werden eine neue tragfähige Stütze der Lehren Johannsens bilden und sind daher für die Vererbungslehre von allgemeinem und prinzipiellem Interesse. Siemens (München).

Selektionslehre und Artbildung. Oeffentliche Antrittsvorlesung, gehalten an der Universität Berlin am 12. Dezbr. 1921. Von Prof. Dr. **Victor Jollos,** Berlin-Dahlem. Mit 3 Abbild. im Text. 21 S. gr. 8° 1922 Rmk —.80

Münchener med. Wochenschr. 1923, Nr. 48: . . . allen denen, die nicht die Möglichkeit haben, sich spezialistisch in die Fragen der Abstammungs- und Erblichkeitslehre zu vertiefen, kann die kleine gemeinverständliche Schrift warm empfohlen werden. . . . Lenz (München).

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Von Dr. **Ludwig Plate,** Professor der Zoologie und Direktor des phyletischen Museums an der Univ. Jena. Vier Teile.

Erster Teil: **Einleitung, Cytologie, Histologie, Promorphologie, Haut, Skelette, Lokomotionsorgane, Nervensystem.** Mit 557 teilweise farbigen Abbildungen im Text. VI, 629 S. gr. 8° 1923 Rmk 9.—, geb. 11.—

Zweiter Teil: **Die Sinnesorgane der Tiere. (Einleitung, Tastorgane, Seitenorgane. Statische Organe. Gehörorgane der Wirbellosen. Stato-akustischer Apparat der Wirbeltiere. Temperaturorgane. Geruchs- und Geschmacksorgane. Lichtwirkungen. Augen der Evertebraten. Uebersicht über die Augen der Wirbellosen. Das Farbensehen der Tiere. Die Augen der Wirbeltiere.)** Mit 726 teilweise farbigen Abbildungen im Text. IX, 806 S. gr. 8° 1924 Rmk 22.—, geb. 24.—

Im dritten Teil sollen weitere Kapitel der vergleichenden Anatomie dargestellt werden, während der vierte zeigen soll, in welcher Weise die Systematik, die Experimental-Zoologie einschließlich der Vererbungsforschung, die Embryologie, die Tiergeographie und die Paläontologie, die Fragen der Abstammungslehre fördern und klären. Eine Erörterung der allgemeinen Probleme der Deszendenztheorie wird das ganze Werk beschließen.

Geschichte der Organismen. Von **Victor Franz,** Prof. an der Univers. Jena und Inhaber der Ritter-Professur für Phylogenie. Mit 683 Abbild. im Text und 1 Tafel. XIII, 948 S. gr. 8° 1924 Rmk 36.—, geb. 38.—

Inhalt: Einführung. — Vorbetrachtungen: Das Organismenleben als Naturerscheinung. 1. Das Organismenleben in Zeit und Raum. 2. Mechanismus und Zweckmäßigkeit. 3. Körper und Geist. — I. Hauptstück: Urgeschichte des Organismenlebens. 1. Die mutmaßlichen Anfänge des Organismenlebens. 2. Urgeschichte des Zellentums. — II. Hauptstück: Die Geschichte der Pflanzenstämme. 1. Die Geschichte der Algen. 2. Die Geschichte der Pilze. 3. Die Geschichte der Flechten. 4. Die Geschichte der Einzeller, Protisten oder Monadomorpha. 5. Die Geschichte der höheren Pflanzen. — III. Hauptstück: Die Geschichte der Tierstämme. 1. Die Geschichte der Nesseltiere. 2. Die Geschichte der Schwämme. 3. Die Geschichte der Würmer. 4. Die Geschichte der Muschellinge. 5. Die Geschichte der Weichtiere. 6. Die Geschichte der Krebse. 7. Die Geschichte der Spinnkerfe. 8. Die Geschichte der Kerbtiere. 9. Die Geschichte der Pfeilwürmer. 10. Die Geschichte der Eichelwürmer. 11. Die Geschichte der Sterntiere oder Stachelhäuter. 12. Die Geschichte der Rückgrattiere (Lanzettfische, Manteltiere, Fische, Lurche, Kriechtiere, Vögel, Säugetiere. Die Urgeschichte des Menschengeschlechts. Geschichte und Charakter der Haussäugetiere. Rückgang der mitteleuropäischen Säugetierfauna. — Register.

Elemente der Tierphysiologie. Ein Hilfsbuch für Vorlesungen und praktische Uebungen an Universitäten und höheren Schulen, sowie zum Selbststudium für Zoologen und Mediziner. Von Dr. **Walter Stempell,** o. ö. Prof. der Zoologie, vergleichenden Anatomie und Physiologie, Direktor des zoologischen Instituts der Universität Münster i. W., und Dr. **Albert Koch,** Privatdozent der Zoologie an der Universität, Vorsteher der zoologischen Abteilung der Anstalt für Pflanzenschutz der Landwirtschaftskammer für die Provinz Westfalen zu Münster i. W. Zweite, neubearbeitete und erweiterte Auflage. Mit 373 Abbild. im Text. XXX, 762 S. gr. 8° 1923 Rmk 10.—, geb. 12.—

Naturwissenschaftl. Wochenschr. 1917, Nr. 5: . . . eine streng wissenschaftliche, dabei aber äußerst anregend geschriebene Darstellung fast des gesamten Gebietes der Biologie. Der Zoologe wie auch der Mediziner findet hier eine Fülle von Versuchen und Beobachtungen zusammengestellt, deren systematische Durchführung zu einer außerordentlichen Bereicherung seiner biologischen Kenntnisse und zu einer wesentlichen Vertiefung des Verständnisses der Lebensvorgänge führen muß. . . . v. Brücke.

Verzeichnis naturwissenschaftlicher Werke

aus dem Verlag von *Gustav Fischer* in *Jena*

I. Botanik. 160 S. gr. 8° 1926 **II. Zoologie.** 162 S. gr. 8° 1923

Die Zusendung erfolgt kostenfrei durch jede Buchhandlung oder vom Verlag. Man verlange Verzeichnis Nr. 145 (Botanik) und Nr. 31 (Zoologie).

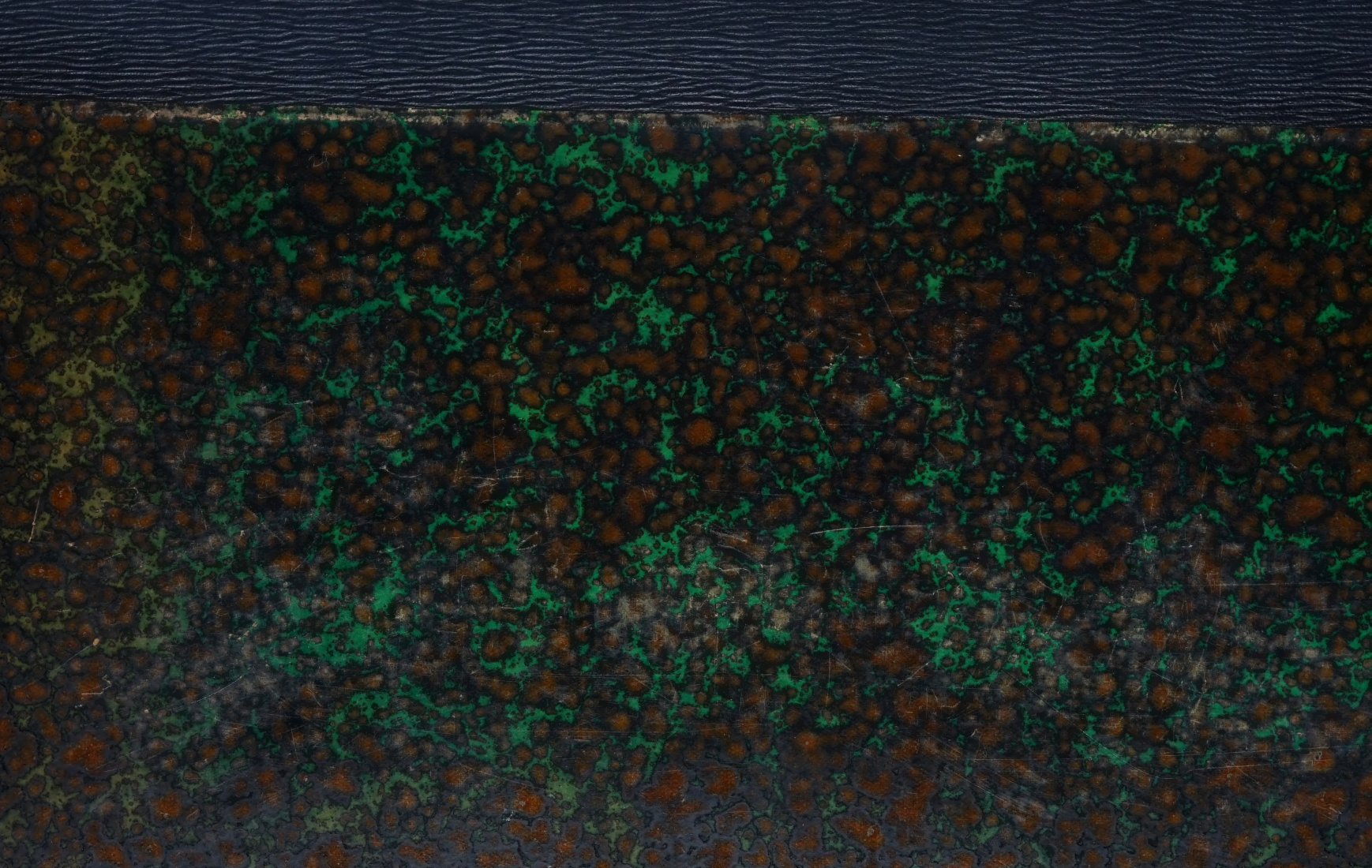
222107

Biol.
H.

Author Hartmann, Max

Title Allgemeine Biologie. Vol.2. (Formwechsel und Reiz-erscheinungen).

University of Toronto Library

DO NOT REMOVE THE CARD FROM THIS POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU